Informationsverarbeitung in Nervenzellen mit nichtlinearer Charakteristik

Hubert Hahn

1971

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546003_0004

Informationsverarbeitung in Nervenzellen mit nichtlinearer Charakteristik *)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Hubert Hahn
München
1971

*) Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Güttinger
2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Schober

Tag der mündlichen Prüfung: 5.7.71

FÜR
MEINE MUTTER
UND
ONKEL THEO

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden Fragen der Informationsverarbeitung in einer Nervenzelle theoretisch und numerisch untersucht. Aus einer Vielzahl von Meßdaten und Meßkurven, die experimentell an Nervenzellen gewonnen wurden, werden fünf charakteristische Meßergebnisse ausgewählt, die zu systemtheoretischen Prinzipien erhoben werden. Aus diesen Prinzipien wird systematisch ein Nervenmodell entwickelt. Das Ersatzschaltbild dieses Modells ist ein nichtlineares elektrisches Netzwerk mit zeitinvarianten Bauelementen, das durch eine nichtlineare Differenzen-Differentialgleichung beschrieben wird. Die Randbedingungen dieser Gleichung werden aus Frequenzgangmessungen und aus histologischen Untersuchungen am Dendritenbaum von Neuronen gewonnen. Anhand der unterschiedlichen Signaltypen in den verschiedenen Bereichen der Nervenzelle wird das Modell in Untersysteme aufgegliedert, deren dynamische Eigenschaften und informationsverarbeitende Funktion diskutiert werden. Unter Verwendung einer für nichtlineare Netzwerke modifizierten Form der Liapunov'schen Stabilitätstheorie wird gezeigt, daß die Informationsverarbeitung in einer großen Klasse von Nervenzellen als Stabilitätsproblem formuliert werden kann. Insbesondere werden Kriterien abgeleitet, unter denen das Modell in der Lage ist, als Reaktion auf eine konstante Erregung periodische Spannungsimpulsfolgen variabler Frequenz zu erzeugen. Die Abhängigkeit der Frequenz dieser Impulsfolgen vom Spannungspegel der konstanten Erregung wird mit Hilfe einer Störungsrechnung ermittelt. Sie stimmt sehr gut mit einschlägigen Versuchsergebnissen überein. Insbesondere liefert sie eine Rechtfertigung dafür, einer Nervenzelle trotz ihres extrem nichtlinearen dynamischen Verhaltens ein in weiten Aussteuerungsbereichen nahezu lineares Input - Output - Verhalten zuzuschreiben, was bei der Untersuchung von Neuronennetzen von großer Bedeutung ist. Die Stabilitätstheorie erklärt darüberhinaus die Entstehung rhythmischer Entladungen (auch Salven oder Bursts genannt). Das zum Stabilitätsproblem alternative Problem der durch hochfrequente Signale fremderregten Nervenzelle wird in Kapitel 4 diskutiert. Mit Hilfe einer weiteren Störungsrechnung werden Resonanzkurven des nichtlinearen Modells ermittelt. Diese Resonanzkurven weisen die Existenz von Sprungphänomenen in Nervenzellen nach und gestatten eine einfache Erklärung salvenförmiger neuronaler Signale. Im fünften Abschnitt werden weitergehende Untersuchungen skizziert wie z.B. das Verhalten einer Nervenzelle unter dem Einfluß stochastischer Erregung und eine Erweiterung des zuvor diskutierten Neuronmodells. Die den Rechnungen zugrundeliegenden mathematischen Formalismen werden im Anhang diskutiert.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	1
2. Entwicklung des theoretischen Modells einer Nervenzelle	5
2.1 Morphologie der Nervenzelle	5
2.2 Form der elektrischen Signale in der Nervenzelle	7
2.3 Aktive elektrische Eigenschaften der Zellmembran	8
2.4 Passive elektrische Eigenschaften der Zellmembran	10
2.5 Elektrisches Modell einer Nervenzelle	15
3. Informationsverarbeitung in der Nervenzelle als Stabilitätsproblem	22
3.1 Stabilitäts- und Oszillationskriterien des Nervenmodells	23
3.2 Abhängigkeit der Ausgangsimpulsfrequenz der Nervenzelle vom Mittelwert des PSP	34
4. Informationsverarbeitung in der fremderregten Nervenzelle	52
5. Schlußbemerkung	62
A.1 Beispiel zur Erzeugung nichtmonotoner "quasistationärer" Übertragungscharakteristiken durch Systeme mit monotonen stationären Systemcharakteristiken	66
A.2 Transversalwiderstand der Zellmembran	68
A.3 Kenngrößen der linearisierten Nervenfaser	69
A.4 Grundgedanken und Anwendung der Stabilitätstheorie	71
A.5 Grundgedanken zur verwendeten Störungsrechnung	78
A.6 Stationärer Zusammenhang zwischen dem Steuerstrom I_o und dem PSP	80
A.7 Analogrechnersimulation des Neuronmodells der Gleichung 2.7	82
A.8 Energiebilanz einer Nervenfaser	83
A.9 Nebenrechnungen zur Störungsrechnung des Kapitels 4	86
A.10 Analogrechnersimulation des erweiterten Neuronmodells der Gleichung 5.5	90
Fußnoten	91
Abbildungen	94
Fotos	108
Verzeichnis der wichtigsten Größen	110
Literaturverzeichnis	112

1. Einleitung

Bereits seit mehreren Jahrtausenden zeigt der Mensch Interesse an bioelektrischen und neuronalen Erscheinungen. Vor viereinhalb Jahrtausenden untersuchten die Ägypter z.B. das Verhalten des elektrischen Fisches Malapterusus · Auch Anwendungsversuche dieser Erscheinungen sind einige hundert Jahre alt. Der römische Arzt Scribonius machte z.B. den Vorschlag, verschiedene Krankheiten mit Hilfe der elektrischen Entladeimpulse von Fischen zu bekämpfen [1, 2] .

Das Interesse an elektrischen Vorgängen in biologischen Systemen und an den damit verbundenen Prozessen der biologischen Informationsübertragung- und Verarbeitung hat in den vergangenen zwei Jahrzehnten sowohl bei Biologen und Medizinern wie auch bei Physikern, Mathematikern und Technikern stark zugenommen. Neben den rein erkenntnistheoretischen Aspekten sind hierfür vor allem anwendungstechnische Gesichtspunkte zu nennen. Aus dem Studium neuronaler Vorgänge in der Biologie erhofft man sich nützliche Hinweise zur Verbesserung der Wirksamkeit, Flexibilität und Zuverlässigkeit von Computerstrukturen sowie Anregungen für die Lösung der Probleme der Zeichenerkennung und Kontrolltheorie. Ferner versucht man, über ein besseres Verständnis der neuronalen Vorgänge im Menschen Anregungen für neue medizinische Verfahren zu gewinnen.

Bei der Untersuchung der Wirkungsweise von Nervenzellen (Neuronen) und den daraus aufgebauten Nervennetzen ist es üblich, auf vier verschiedenen Ebenen Fragen an die Natur zu stellen. Diese Fragen befassen sich in der Hauptsache mit folgenden Themenkreisen:

1. Chemische Eigenschaften der Zellmembran und Ionentransport durch die Zellmembran.
   (Ebene der chemischen Vorgänge).

2. Elektrisches Übertragungsverhalten einer einzelnen Nervenzelle.
   (Ebene der elektrischen Vorgänge).

3. Gruppeneigenschaften mehrerer in Wechselwirkung stehender Neuronen und Übertragungseigenschaften von Nervennetzen.
   (Ebene der Systemtheorie)

4. Sensorische Regelkreise.
   (Ebene der System- und Regeltheorie)

Das erste dieser Themen wird gegenwärtig intensiv behandelt: mit Hilfe thermodynamischer Überlegungen versucht man z.B. physikalische Erklärungen für das Zustandekommen einer Reihe experimentell ermittelter Charakteristiken und Eigenschaften der Zellmembran zu gewinnen [3, 4, 5, 6].

Vom Standpunkt der Computerwissenschaften, der Kontrolltheorie und der Zeichenerkennung aus betrachtet interessieren in erster Linie die Themen 3 und 4,d.h. die informationstheoretischen und dynamischen Eigenschaften von Nervennetzen.

Eine Untersuchung realistischer Netze von Neuronen setzt jedoch voraus, daß die Funktionsweise der Elemente dieser Netze, der Neuronen, genugend gut bekannt ist. Bei der Konstruktion von Nervenmodellen ist wesentlich darauf zu achten, daß diese einer analytischen Behandlung zugänglich sind, um das Grundverhalten des Gesamtsystems mathematisch formulieren zu können. Ein Nervenmodell muß aus diesem Grunde möglichst einfach sein.

Andererseits ist es aber unzulässig, das Modell der Nervenzelle so sehr zu vereinfachen, daß ein aus Bausteinen dieses Modells aufgebautes Netz bestenfalls mehr ein hypotetisches Modellnetz ist, dessen Grundeigenschaften mit den Vorgängen in biologischen Nervennetzen praktisch nichts mehr gemeinsam hat.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, auf der Basis verfügbarer meßtechnisch an biologischen Nerven gewonnener Daten systematisch ein möglichst realistisches Modell eines Neurons zu entwickeln und dessen Haupteigenschaften im Hinblick auf seine informationsverarbeitende Funktion zu diskutieren.

Dieses Neuronmodell soll bei späteren Untersuchungen an Nervennetzen als Bauelement dieser Netze dienen.

In Kapitel 2 werden aus einer Fülle von Meßdaten der elektrischen Übertragungseigenschaften der Zellmembran und des Axoplasmas unter Beachtung der Morphologie der Nervenzelle sowie unter Berücksichtigung der Tatsache, daß elektrische Signale in einer Nervenzelle teils in kontinuierlicher und teils in diskreter Form übertragen werden, fünf charakteristische Meßergebnisse ausgewählt und zu systemtheoretischen Prinzipien erhoben.

Aus diesen Prinzipien wird ein Neuronmodell entwickelt. Da Adaptions- und Akkomodationsprozesse der Zelle von vornherein aus der Betrachtung ausgeklammert werden, stellt das Modell ein zeitinvariantes System dar. Es wird mathematisch durch eine nichtlineare partielle Differentialgleichung dritter Ordnung mit zeitinvarianten Koeffizienten beschrieben. Die nichtlinearen stationären Koeffizientenfunktionen dieser Differentialgleichung, die an Ranvierschen Schnürringen myelinierter Nervenfasern gemessen wurden [7, 8], repräsentieren die aktiven Eigenschaften der Zellmembran.

Nützliche Hinweise auf die Randbedingungen der Differentialgleichung werden aus histologischen Untersuchungen des Dendritenbaumes von Motoneuronen in Wirbeltieren gewonnen [9]. Die den elektrischen Membranvorgängen zugrundeliegenden chemischen Prozesse werden insoweit erwähnt, als sie zum Verständnis der Modellentwicklung notwendig sind.

In den Kapiteln 3 und 4 werden anhand des Neuronmodells Fragen des Mechanismus der Informationsverarbeitung in der Nervenzelle diskutiert. Mit Hilfe einer für nichtlineare Netzwerke spezialisierten Form der Liapunov'schen Stabilitätstheorie (mixed potential theory) wird in Kapitel 3 gezeigt, daß bei einer großen Klasse von Nervenzellen die in der Zelle realisierte Informationsverarbeitung als Stabilitätsproblem formuliert werden kann. Die Nervenzelle funktioniert dabei als eine Art gleichspannungsgesteuerter Signalwechselrichter variabler Ausgangsfrequenz. Dieser Fall der Informationsverarbeitung ist in erster Linie bei Rezeptorneuronen, Schrittmacherneuronen und bei Nervenzellen mit stark verzweigtem Dendritenbaum

zu erwarten, die über viele Synapsen angesteuert werden. Es werden Stabilitätskriterien des Neuronmodells abgeleitet, die scharfe Grenzen zwischen dem asymptotisch stabilen und dem oszillatorisch instabilen Systemverhalten beschreiben. Mit Hilfe einer Störungsrechnung wird für verschiedene Randbedingungen des Systems eine Relation zwischen der Grundfrequenz der Ausgangssignale des Systems und dem Mittelwert des Postsynaptischen Potentials (PSP) der Zelle entwickelt.

In Kapitel 4 wird das zum Stabilitätsproblem alternative Problem der sogenannten "fremderregten" Nervenzelle diskutiert, das die Informationsverarbeitung vor allem der Neurontypen mit somanaher synaptischer Einspeisung beschreibt. In Anlehnung an eine Spektraldarstellung der Eingangssignale wird den Rechnungen ein periodisch erregtes System zugrundegelegt. Mit Hilfe einer Störungsrechnung werden Resonanzkurven des nichtlinearen Modells ermittelt. Eine Interpretation dieser Kurven läßt die Existenz von Sprungeffekten in der Nervenzelle erkennen, die eine neue und einfache Begründung für rhythmische Nervenaktivität (auch Bursts oder Salven genannt) liefern [10, 11], ohne daß hierfur komplexe Neuronenrückkopplungsnetze verantwortlich gemacht werden müßten.

Im abschließenden Kapitel werden weitergehende Untersuchungen skizziert wie z.B. eine Erweiterung des Neuronmodells und das Verhalten einer Nervenzelle unter dem Einfluß stationärer stochastischer Erregung.

In einem Anhang wird anhand eines Gegenbeispiels gezeigt, daß die häufig in der Literatur [1, 3] aus dynamischen Übergangskurven extrapolierte "quasistationäre" Membrancharakteristik - oft zu unrecht als stationäre Membrancharakteristik bezeichnet [3] - nicht hinreichend ist für die Existenz einer nichtmonotonen stationären Charakteristik und damit auch nicht hinreichend ist für die Beschreibung des aktiven Membranverhaltens. Die den Rechnungen zugrundeliegenden mathematischen Formalismen werden im Anhang erläutert.

2. Entwicklung des theoretischen Modells einer Nervenzelle

Aus einer Vielzahl von experimentellen Befunden an Nervenzellen werden folgende Beobachtungen bzw. Meßergebnisse ausgewählt und der Konstruktion des Neuronmodells als Prinzipien zugrundegelegt.

1. Histologische Untersuchungen über die Form und die Art der Verzweigungen von Nervenfasern.

2. Das Verhalten des Membranstromes als Reaktion auf Voltage - Clamp-Experimente.

3. Die nichtlinearen stationären Leitwertcharakteristiken des Kalium- und des Natriumstromes durch die Membran.

4. Die Frequenzgänge des Transversalwiderstandes der Membran und des Longitudinalwiderstandes von Nervenfasern in verschiedenen Erregungszuständen.

5. Die Existenz wesentlich verschiedener Formen elektrischer Signale in den verschiedenen Bereichen einer Nervenzelle.

Aus diesen Prinzipien wird schrittweise das theoretische Modell einer Nervenzelle entwickelt.

2.1 Morphologie der Nervenzelle

Die Nervenzelle, auch Neuron genannt,ist die funktionelle und strukturelle Einheit des Nervensystems. Ihre Funktion wird weitgehend von ihrer Struktur beeinflußt. Obwohl am Aufbau des Nervensystems (sowohl des motorischen wie z.B. auch des vegetativen) Nervenzellen sehr unterschiedlicher Bauweise beteiligt sind [14], lassen sich Neuronen dennoch in ihrer wesentlichen Struktur in Form eines einheitlichen Schemas darstellen (Abb. 1), das die für die Signalübertragung wesentlichen Bausteine enthält. (Die Zellbestandteile, die den Energiehaushalt, den Stoffwechsel und das Wachstum der Zelle bestimmen, werden fortgelassen). Die Dendriten, wegen ihrer oftmals

starken Verzweigung auch Dendritenbaum genannt, bilden die Eingänge der Nervenzellen, die über im Dendritenbaum räumlich verteilte Kontaktstellen, sog. Synapsen, von Rezeptorneuronen oder Zwischenneuronen angesteuert werden. Den Ausgang der Nervenzelle bildet das Axon, das sich an seinem Ende in Kollaterale oder Neurite verzweigt, deren knopfförmig verdickte Enden wiederum Synapsen darstellen, die in weitere Zwischenneuronen oder Effektorneuronen einspeisen. Dendritenbaum und Axon werden durch den sog. Zellkörper oder das Zellsoma verbunden. Die einzelnen Fasern der Nervenzelle sind zylinderförmige Gebilde, deren Durchmesser (d_x) wie auch deren Länge (l_x) in weiten Bereichen schwanken ($0{,}1\mu \leq d_x \leq 1\,mm$; $0{,}1\,mm \leq l_x \leq 50\,cm$) [1, 2, 9, 13, 14] . Auch die Stärke der Verzweigung sowohl des Dendritenbaumes wie auch der Kollateralen schwankt von Neuron zu Neuron und von Zelltyp zu Zelltyp beträchtlich. So sind Zellen mit vielen tausend und Zellen mit weniger als fünf Dendritenästen bekannt [14] . Daß dieses komplexe Gebilde trotzdem noch als einzelne Zelle betrachtet werden kann, verdankt es der Tatsache, daß Dendritenbaum, Soma, Axon nebst Verzweigungen wie auch die Ausgangssynapsen von einer einzigen Zellmembran umgeben sind. An dieser Membran baut sich infolge von Ionenaustauschprozessen im Ruhezustand der Zelle eine Potentialdifferenz auf, die Ruhepotential (U_k) genannt wird, und die zwischen dem Zellinneren und dem Außenmedium der Zelle eine Potentialdifferenz von ca. - 70 mV ausmacht. Die einspeisenden Synapsen sind von der angesteuerten Nervenzelle durch einen sog. synaptischen Spalt der Breite von wenigen Å getrennt. Dieser synaptische Spalt hat zwei weitreichende Konsequenzen für die Signalübertragung zwischen Neuronen. Bei der Ansteuerung eines Neurons über eine Synapse muß das übertragene Signal den elektrisch hochohmigen synaptischen Spalt überwinden. Dies geschieht auf chemischem Weg nach dem Mechanismus der Neurosekretion [13, 15] . Hierbei wird durch das einlaufende Signal in der Synapse ein chemischer Transmitterstoff freigesetzt, der den synaptischen Spalt durchläuft und das Membranpotential der angesteuerten Nervenzelle im Bereich der Synapse verändert, sodaß eine Potentialschwankung im Dendritenbaum ausgelöst wird. Als Transmitterstoffe wurden u.a. Acetylcholin und Adrenalin identifiziert [13, 15] . Dieser chemische Übertragungsmechanismus hat zur Folge, daß die ansteuernde Synapse und das angesteuerte Neuron elektrisch weitgehend entkoppelt sind, und zwar

in der Art, daß das elektrische Verhalten der einspeisenden Synapse durch eine Konstantstromquelle im Sinne der Nachrichtentechnik repräsentiert werden kann. Diese elektrische Entkopplung zwischen zwei Neuronen liefert erst die Rechtfertigung einer theoretischen Betrachtung einzelner vom restlichen Neuronennetz losgelöster Nervenzellen. Darüberhinaus bewirkt gerade dieser in der Richtung Synapse-Dendritenbaum ablaufende Übertragungsmechanismus, daß die Informationsübertragung in der Nervenzelle eine gerichtete Übertragung mit einer Vorzugsrichtung ist.

2.2 Form der elektrischen Signale in der Nervenzelle

Oszilographische Messungen der elektrischen Signale in Nervenzellen zeigen, daß die Information in den verschiedenen Bereichen einer Nervenzelle nicht in einheitlicher Form übertragen wird. Das Axon und die Kollateralen übertragen die elektrischen Signale in diskreter Form als makroskopisch ungedämpfte Impulse weitgehend konstanter Gestalt (Impulsamplitude von ca. 70 mV, Pulsdauer von ca. 1ms), deren Abstände variabel sind [1, 2, 13, 16]. Diese impulsförmige Signalform gibt Anlaß zu verschiedenen Spekulationen, die jedoch teilweise dem heutigen Stand des experimentellen Wissens nicht mehr entsprechen. Sowohl die Aussage, ein Neuron könne nur einen von zwei definierten Zuständen annehmen (was bestenfalls für das Axon zutrifft) und die daraus gezogene Schlußfolgerung, die Nervenzelle sei ein logisches Bauelement im Sinne der formalen Logik [17,18], wie auch die Behauptung, die Arbeitsweise einer Nervenzelle sei digitaler Natur [19], sind bestenfalls in Spezialfällen denkbar. Bisher sind keinerlei Hinweise für die Existens eines Codes bekannt, nach dem die Impulsfolgen verschlüsselt sein könnten (wie das z.B. in der Genetik der Fall ist, wo die Sequenz der Mononucleotide in der DNS nach einem Triplettcode verschlüsselt ist). Der Arbeitsweise der Nervenzelle als rein digitales oder logisches Element widerspricht darüberhinaus der experimentelle Befund, daß die Signale nicht in allen Bereichen der Nervenzelle in diskreter Form vorliegen. Im Bereich der Dendriten wird die Information in Form langsam schwankender Potentiale, PSP (post synaptic potential) genannt, d.h. als kontinuierliches Signal übertragen. Diese Potentialschwankungen werden als Reaktionen der in den Synapsen eingespeisten und in den Dendriten

gedämpften Stromimpulse interpretiert[9, 20] . Unter Berücksichtigung dieser Überlegungen kann eine Nervenzelle bestenfalls im Falle einer sehr speziellen synaptischen Ansteuerung als logisches Bauelement interpretiert werden. Es ist zweckmäßig, anhand der unterschiedlichen elektrischen Signalform in der Nervenzelle das Neuron schematisch in drei Teilsysteme aufzuteilen (Abb. 2), von denen eines die elektrischen Signale in kontinuierlicher Form (Dendritenbaum = System I), [Foto 1, 2], und ein anderes die elektrischen Signale in diskreter Form überträgt (Axon = System II), [Foto 3, 5, 8] . Diese beiden Teilsysteme I und II sind durch ein Zwischensystem, das den Bereich des Soma verkörpert, (Soma = System III) verbunden. Wie spätere Überlegungen und fotografische Aufzeichnungen von Messungen an Nervenzellen zeigen, überträgt dieses Zwischensystem gleichzeitig kontinuierliche und diskrete Signale, indem es die ersteren in die letzteren umformt [Foto 4, 6, 7] .

2.3 Aktive elektrische Eigenschaften der Zellmembran

Das elektrische Verhalten der Nervenzelle wird in entscheidender Weise vom elektrochemischen Verhalten der die Zelle umgebenden Membran bestimmt. Die Ionenaustauschprozesse durch die Membran sind bis heute in vielen Einzelheiten ungeklärt und stehen zur Zeit bei einer großen Gruppe von Biochemikern und Biophysikern im Brennpunkt des Interesses [3, 4, 5, 6] . Zur Klärung des Fragenkomplexes der Informationsverarbeitung in der Nervenzelle ist eine detaillierte Kenntnis der Ionenaustauschvorgänge durch die Zellmembran nicht unbedingt erforderlich. Hierzu reicht bereits eine genügend genaue Kenntnis makroskopischer Zusammenhänge zwischen den Strömen und Spannungen in der Nervenzelle aus. Grundlage eines jeden Membranmodells in dieser Richtung ist die Membrantheorie von Hodgkin und Huxley, die ca. 20 Jahre alt ist [21, 22] . Mit Hilfe des von K. S. Cole entwickelten sog. Voltage - Clamp - Verfahrens [1] , einer Meßmethode, bei der die Nervenmembran mit Hilfe einer stabilisierenden Regelschaltung rückwirkungsfrei durch sprungförmige Potentialänderungen (u_a) um das Ruhepotential ausgesteuert wird, wiesen Hodgkin und Huxley u.a. nach, daß sich der Reaktionsstrom $I(t)$ einer solchen Potentialänderung aus drei Teilströmen mit voneinander wesentlich verschiedenem Zeitverhalten additiv zusammensetzt [1, 2, 15, 21, 22] , (Abb. 3). Der eine dieser Teilströme, der Natriumstrom (I_{NA}), setzt nach Einwirken des depolarisierenden

Spannungssprunges beschleunigt ein und fließt vom Inneren der Zelle durch die Membran nach außen (negatives Vorzeichen von I_{NA} in Abb. 3). Der zweite Teilstrom, der in erster Linie durch den Transport von K-Ionen bestimmt wird, darüber hinaus aber auch durch den Transport von Ca- und Cl-Ionen beeinflußt wird - hier kurz Kaliumstrom (I_K) genannt -, setzt verzögert ein, fließt von außen in das Innere der Zelle und strebt einem endlichen von Null verschiedenen stationären Wert zu. Der dritte Teilstrom, der ebenfalls in das Zellinnere fließt, weist einen impulsförmigen Verlauf auf und wird als kapazitiver Membranstrom interpretiert. Im Hinblick auf die Konstruktion eines Membranmodells sind am obigen Meßergebnis drei Dinge von Bedeutung:

1.) Der Membranstrom setzt sich aus mindestens zwei verschiedenen Ionenströmen zusammen. Dies rechtfertigt im Membranmodell zwei getrennte Strompfade für den Natrium- und den Kaliumstrom und einen Strompfad für den kapazitiven Membranstrom.

2.) Der Kaliumstrom setzt gegenüber dem Natriumstrom stark verzögert ein. Dies verlangt die Existenz eines elektrischen Speichers im Ersatzschaltbild des Kaliumstrompfades. Da der Kaliumstrom andererseits als Reaktion auf eine sprungförmige Potentialänderung einem stationären Wert zustrebt, kann der Verzögerungseffekt des Kaliumstromes im elektrischen Membranersatzschaltbild nur durch einen Speicher induktiven Charakters, der in Serie zum Leitwert des Kaliumstromes zu schalten ist, repräsentiert werden (unabhängig von der physikalischen Natur dieses Verzögerungsmechanismus).

3.) Strom und Spannung im Natriumstrompfad besitzen - bei gewählter Verbraucherschreibweise der Zählpfeile von Strom und Spannung - verschiedenes Vorzeichen. Dies weist auf die Existenz eines differentiellen negativen Widerstandes im Natriumstrompfad hin. Die Existenz eines negativen differentiellen Widerstandes in der Zellmembran würde aber, wie aus der Theorie der Regeneration und Formung elektrischer Impulse wohl bekannt ist, die global ungedämpfte Impulsübertragung auf dem Axon erklären.[34].

An unmyelinierten Nervenzellen wurde ein stationärer negativer differentieller Membranwiderstand bisher jedoch nicht gemessen. Um einen solchen trotzdem bei der theoretischen Diskussion des Impulsübertragungs- und Erzeugungsmechanismus zur Verfügung zu haben, wurde wie folgt eine entsprechende Hilfscharakteristik konstruiert. Im Sinne der Voltage - Clamp - Technik wird die Zell-

membran mit Spannungssprüngen verschiedener Amplituden erregt und der Verlauf der zugehörigen Reaktionsströme gemessen (Abb. 3). In Abhängigkeit von der Spannungsamplitude werden einmal die Werte des stationären Membranstromes (I_s) und zum anderen die negativen Spitzenwerte des Membranstromes (I_n) aufgetragen (Abb. 4), [1, 3]. Die so gewonnene Kennlinie I_n (u) weist genau den negativ differentiellen Widerstand auf, der zur Charakterisierung des regenerativen oder aktiven Membranverhaltens erforderlich ist. Diese Kennlinie ist aber weder, wie manchmal behauptet wird [3], eine stationäre negative Widerstandscharakteristik, noch ist sie hinreichend für die Existenz einer solchen, wie im Anhang A.1 anhand eines Gegenbeispiels gezeigt wird. Vor kurzem wurde jedoch experimentell die Existenz einer stationären Charakteristik mit negativ differenziellem Widerstand an der Membran des Ranvier'schen Schnürrings myelinierter Nervenfasern nachgewiesen[7], indem gleichzeitig der Kaliumstrom der Membran blockiert wurde. Die dabei gemessenen stationären Kennlinien stimmen in ihrem Verlauf weitgehend mit den Charakteristiken der Abb. 4 überein, wobei die Kennlinie $I_n(u)$ den stationären Natriumstrom (I_{NA}) und die Kennlinie $I_s(u)$ den stationären Kaliumstrom (I_k) repräsentiert. Trennt man die statisch aktiven und passiven Membraneigenschaften dieser Charakteristiken (siehe Fußnote 1), so läßt sich das statische elektrische Verhalten der Membran durch das Ersatzschaltbild der Abb. 5a beschreiben mit den statisch passiven Leitwertcharakteristiken N'(u) und K'(u) der Abb. 5b. Die statisch aktiven Membraneigenschaften werden durch die Ersatzspannungsquellen U_I und U_{II} repräsentiert (Abb. 4, 5). Werden neben dem statischen Membranverhalten noch die zeitliche Verzögerung des Kaliumstromes gegenüber dem Natriumstrom und der kapazitive Membranstrom berücksichtigt, so erhält das Membranersatzschaltbild im ersten Entwurf die Gestalt der Abb. 6.

2.4 Passive elektrische Eigenschaften der Zellmembran

Das oben ermittelte Membranmodell der Abb. 6 wird so erweitert, daß es nicht nur den wesentlichen Meßergebnissen der Voltage - Clamp - Versuche angepaßt ist, sondern darüber hinaus auch die Ergebnisse jener Klasse von Messungen berücksichtigt, die zur Ermittlung der dynamischen Eigenschaften der Membran durchgeführt wurden. Diese Messungen werden in erster Linie mit harmonischen Testfunktionen

variabler Frequenz und kleiner Amplitude ($U_a < 10$ mV) durchgeführt (siehe Fußnote 2). Der geringe Spannungspegel des Testsignals erlaubt es, in einem bestimmten Arbeitspunkt der Membran deren lokale quasilineare Eigenschaften zu messen. Um auf diese Weise einen Gesamtüberblick über das dynamische Verhalten der Membran zu gewinnen, ist es erforderlich, diese Messungen in verschiedenen Arbeitspunkten des Systems zu wiederholen, die für verschiedene Systemzustände charakteristisch sind. Die Kennlinie $I_{NA}(U)$ der Abb. 5b läßt entsprechend den Bereichen verschiedenen Neigungswinkels erwarten, daß auch die Membran in diesen Aussteuerungsbereichen ein unterschiedliches dynamisches Verhalten aufweist. Es werden drei wesentlich verschiedene Aussteuerbereiche der Membran untersucht, die wie folgt definiert sind. (siehe Abb. 5, 10):

Systemzustand I' (unterschwellig erregte Membran)
$$U \leq U_I - U_{II}$$

Systemzustand II' (überschwellig erregte passive Phase der Membran)
$$1/2(U_I - U_{II}) < U$$

Systemzustand III' (überschwellig erregte aktive Phase der Membran)
$$(U_I - U_{II}) < U \leq 1/2(U_I - U_{II})$$

Die Messungen mit harmonischen Testfunktionen variabler Frequenz liefern sog. Frequenzgänge ($Z(i\omega)$) des Systems. Das sind Ortskurven des linearen komplexen Eingangswiderstandes der Membran in der $Re\{Z\}$-$Jm\{Z\}$-Ebene, die mit der Frequenz der Testfunktion parametriert sind und die vollständige Information des dynamischen Verhaltens der in einem bestimmten Arbeitspunkt linearisierten Membran liefern. Frequenzgänge des Transversalwiderstandes der Membran wie auch des Longitudinalwiderstandes (*) der Faser lassen sich in zwei wesentlich verschiedene Typen klassifizieren [1] (Abb. 7a und 7b), wobei der Typ der Abb. 7a besonders häufig beim Transversalwiderstand der Membran und der Typ der Abb. 7b in erster Linie beim Longitudinalwiderstand der Nervenfaser gemessen wurde [1]. Besonders interessant und überraschend ist der Ortskurventyp der Abb. 7b. Das einfachste Netzwerk, das eine Ortskurve dieser Art erzeugen kann, ist in Abb. 8 dargestellt. Der hochfrequente Teil dieser Ortskurve wird durch den Kondensator des Netzwerks der Abb. 8 bestimmt. Er repräsentiert u.a.

(*) Der Longitudinalwiderstand einer Faser ist der komplexe Widerstand, den man vom Eingang der Faser in die Faser hineinmißt: er ist nicht gleichzusetzen dem Längswiderstand des Axoplasmas.

das kapazitive Verhalten der Membran, das bereits aus den Voltage - Clamp - Experimenten postuliert wurde, und das insbesondere physikalisch dadurch erklärbar ist, daß die Membran u.a. aus Lipoidschichten besteht, die im unterschwellig erregten Membranzustand elektrisch schlecht leitend sind,und deren relative Dielektrizitätskonstante zu $\varepsilon_r \approx 3\text{-}6$ gemessen wurde [1,2]. Weit überraschender als das kapazitive Verhalten der Membran ist das Auftreten eines induktiven Speichers im Ersatzschaltbild der Membran, der zur Erzeugung des Ortskurvenverlaufs positiven Phasenwinkels bei niederen Frequenzen (Abb. 7b) notwendig ist. Diese Messungen bestätigen insbesondere die Existenz eines Speichers induktiven Verhaltens in der Zellmembran, der ebenfalls bereits aus den Voltage - Clamp - Experimenten im Ersatzschaltbild der Abb. 6 postuliert werden mußte. Wenn auch diese gemessenen elektrischen Eigenschaften der Membran Ausdruck eines vollkommen unbekannten Ionenaustauschprozesses sind, so ist es dennoch ausgeschlossen, daß das induktive Verhalten der Membran elektromagnetischen Ursprungs ist [1] . Dieses Verhalten ist lediglich als ein besonderer Verzögerungsmechanismus der Ionenströme durch die Membran zu verstehen (vergl. Fußnote 3).
Die elektrischen Eigenschaften der aus verschiedenen Meßverfahren gewonnenen Membranmodelle der Abb. 6 und 8 lassen sich in besonders einfacher Weise im Membranmodell der Abb. 9 vereinigen. Um die Eigenschaften dieses Modells quantitativ mit den an der physiologischen Membran gemessenen Charakteristiken und Frequenzgängen vergleichen zu können, werden die Daten der elektrischen Schaltelemente der Abb. 9 benötigt. Sie werden den Meßergebnissen von Experimenten an Nerven des Tintenfisches, der Hummer und des Krebses sowie an den Ranvier'schen Schnürringen des Frosches entnommen [1, 2, 7, 13] .

Sei F_1 die Mantelfläche einer zylindrischen Nervenfaser vom Durchmesser d und der Länge Δx, ($F_1 = \pi \cdot d \cdot \Delta x$).
Sei F_2 Die Querschnittsfläche des Axoplasmas dieser Nervenfaser ($F_2 = \frac{1}{4} \pi \cdot d^2$).

Dann wird dieses Stück Nervenfaser durch die elektrischen Daten der Gleichung (2.1) charakterisiert [1, 2, 7, 13] .

(2.1)

$$C' = 1\,\mu F \cdot \frac{F_1}{cm^2}$$

$$L' = 0{,}2\,Hy \cdot \frac{cm^2}{F_1}$$

$$K_1' = \frac{1}{10^3\,\Omega} \cdot \frac{F_1}{cm^2}$$

$$K_2 = \frac{4}{10^3\,\Omega} \cdot \frac{F_1}{cm^2}$$

$$N_1' = \frac{1}{10^3\,\Omega} \cdot \frac{F_1}{cm^2}$$

$$N_2' = \frac{4}{10^3\,\Omega} \cdot \frac{F_1}{cm^2}$$

$$N_3' = -\frac{4}{10^3\,\Omega} \cdot \frac{F_1}{cm^2}$$

Die Leitwerte K_1', K_2' bzw. N_1', N_2', N_3' stellen hierbei die Neigungen von Näherungsgeraden an die Kurven K'(U) bzw. N'(U) der Abb. 5b dar. Die Leitwertcharakteristiken K'(U) und N'(U) werden somit vorübergehend durch die Geraden mit der Steigung K_1' und K_2' bzw. N_1', N_2' und N_3' approximiert (Abb. 10).
Für die weiteren Rechnungen ist es bequem, die elektrischen Größen der Gleichung 2.1 auf die Faserlänge Δx zu beziehen. Für die bezogenen Größen gilt:

(2.2)

$$C := \frac{1}{\Delta x} C' = 3{,}2 \cdot 10^{-2} \cdot \mu F \cdot \frac{1}{mm^2} \cdot d = : p_2 \cdot d$$

$$L := \Delta x \cdot L' = 6{,}5 \cdot Hy \cdot mm^2 \cdot \frac{1}{d} = : p_3 \cdot \frac{1}{d}$$

$$K_1 := \frac{1}{\Delta x} \cdot K_1' = 3{,}2 \cdot 10^{-5} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \cdot d = : p_{4K} \cdot d$$

$$K_2 := \frac{1}{\Delta x} \cdot K_2' = 1{,}25 \cdot 10^{-4} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \cdot d = : p_{5K} \cdot d$$

$$N_1 := \frac{1}{\Delta x} \cdot N_1' = 3{,}2 \cdot 10^{-5} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \cdot d = : p_{6N} \cdot d$$

$$N_2 := \frac{1}{\Delta x} \cdot N_2' = 1{,}25 \cdot 10^{-4} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \cdot d = : p_{7N} \cdot d$$

$$N_3 := \frac{1}{\Delta x} \cdot N_3' = -1{,}25 \cdot 10^{-4} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \cdot d = : p_{8N} \cdot d$$

mit

$$p_2 := 3{,}2 \cdot 10^{-2} \cdot \mu F \cdot \frac{1}{mm^2}$$

$$p_3 := 6{,}5 \cdot Hy \cdot mm^2$$

$$\left.\begin{aligned} p_{4K'} &= 3{,}2 \cdot 10^{-5} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \\ p_{5K} &:= 1{,}25 \cdot 10^{-4} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \end{aligned}\right\} =: p_K$$

$$\left.\begin{aligned} p_{6N} &:= 3{,}2 \cdot 10^{-5} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \\ p_{7N} &:= 1{,}25 \cdot 10^{-4} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \\ p_{8N} &: -1{,}25 \cdot 10^{-4} \cdot \frac{1}{\Omega \cdot mm^2} \end{aligned}\right\} =: p_N$$

Die Größen p_i sind unabhängig von der Geometrie der Nervenfasern. Anhand der Abb. 9 und der Daten der Gleichung 2.2 gilt für den Frequenzgang des Transversalwiderstandes der Membran einer Nervenfaser der Länge 1 mm vom Durchmesser d (siehe Anhang A.2)

$$Z_T(i\omega) = \frac{1}{d} \cdot \frac{(i\omega \cdot p_K \cdot p_3 + 1)}{(i\omega \cdot p_2 + p_K) \cdot (i\omega \cdot p_3 \cdot p_K + 1) + p_K} \qquad (2.3)$$

Für p_K und p_N ist einzusetzen:

im Systemzustand I' : p_{4K} und p_{6N}'
im Systemzustand II' : p_{5K} und p_{7N} und
im Systemzustand III' : p_{5K} und p_{8N}.

Die anhand des Modells der Abb. 9 für die drei Systemzustände berechneten Frequenzgänge des Transversalwiderstandes der Membran sind als Ortskurven in Abb. 11 aufgezeichnet. Der Ortskurvenverlauf 1 dieser Abbildung stimmt mit der ausgezogenen Ortskurve der Abb. 7a überein, die beide den Transversalwiderstand der Membran im unterschwellig erregten Zustand (Systemzustand I') beschreiben. Frequenzgangmessungen an der überschwellig erregten physiologischen Membran sind nur während der Phase eines Aktionspotentials bekannt. Der ausgezogene Bereich der Ortskurve 2 in Abb. 11 entspricht dem Verlauf der punktiert gezeichneten Ortskurve von Abb. 7a, die beide die überschwellig erregte Membran

im Systemzustand II' beschreiben. Da die Phase des Aktionspotentials eine Zeitdauer von maximal 1,5 ms besitzt, kann der zugehörige Frequenzgang des Systemzustandes II' nur oberhalb einer Grenzfrequenz von ca. $\omega \approx 4 \cdot 10^{\frac{3}{3}}$ gemessen werden. Der berechnete Ortskurvenverlauf unterhalb dieser Grenzfrequenz, in der Kurve 2 der Abb. 11 strichliniert dargestellt, ist während eines Aktionspotentials nicht meßbar. Der zum Systemzustand III' gehörige Frequenzgang wurde während eines Aktionspotentials nicht gemessen. Dieser Systemzustand, der der Anstiegs- und Abfallsflanke des Aktionspotentials zuzuordnen ist [24], wird für eine Zeitdauer von ca. 0,15 ms angenommen. Der zugehörige Frequenzgang ist somit nur meßbar oberhalb einer Grenzfrequenz von ca. $\omega \approx 4 \cdot 10^{4} \cdot \frac{1}{3}$. In diesem Frequenzbereich ist der Frequenzgang bereits so stark gedämpft, daß er praktisch mit dem Ursprung des Koordinatensystems zusammenfällt. Dieser Frequenzgang ist somit während eines Aktionspotentials prinzipiell nicht meßbar, sodaß die Kurve 3 in Abb. 11 nur theoretisch ermittelt werden kann, was durch ihre strichlinierte Markierung angedeutet wird (siehe Fußnote 4). Die Ortskurven 4 und 5 der Abb. 11 wurden für Werte von K berechnet, die zwischen K_1 und K_2 liegen, also durch eine Variation des Kaliumleitwertes charakterisiert sind. Interessanterweise stimmen diese beiden Ortskurven in ihrem typischen Verlauf weitgehend mit Ortskurven überein, die an einer Nervenfaser mit gestörter Ca-Konzentration gemessen wurden [1]. Da im Modell der Leitwert der K-Ionen zusammen mit dem Leitwert der Ca-Ionen wie auch der Cl-Ionen pauschal K-Leitwert genannt wurde, liefert das Modell auch in diesem Punkt eine gute Übereinstimmung mit dem Experiment. Das Membranmodell ist, wie die Kurven 1 bis 5 der Abb. 11 zeigen, insbesondere in der Lage, je nach dem Wert des K-Leitwertes beide Typen von Ortskurven der Abb. 7a und b zu erzeugen. Das Ersatzschaltbild der Abb. 9 kann somit im gesamten Ansteuerungsbereich als realistisches Modell der Nervenmembran betrachtet werden.

2.5 Elektrisches Modell einer Nervenzelle

Die Nervenfaser stellt aufgrund ihres Aufbaus einen nichtlinearen Koaxialleiter mit elektrisch niederohmigem Innenleiter (Axoplasma) dar, der zylinderförmig von der Nervenmembran umschlossen und in ein niederohmiges Außenmedium eingebettet ist. Bei Vernachlässigung

der elektrischen Eigenschaften der Nervenfaser in radialer Richtung wird eine Nervenfaser der differenziellen Länge Δx durch das Ersatzschaltbild der Abb. 13 beschrieben. Die Größe r' repräsentiert die Summe der elektrischen Widerstände des Innen- und Außenleiters dieser Faser. Bei nichtmyelinierten Nervenfasern wurde r als rein ohmscher Widerstand zu $r = \frac{1}{\Delta x} \cdot r' = 640\,\Omega \cdot mm \cdot \frac{1}{d^2} =: \rho_1 \cdot \frac{1}{d^2}$ gemessen. Hierbei gilt in Analogie zur Bezeichnungsweise in Gleichung 2.2 : $\rho_1 := 640\,\Omega\,mm$ [1, 2, 7] . Das elektrische Verhalten einer Nervenfaser beliebiger Länge wird näherungsweise durch die Vierpol-Kettenschaltung der Abb. 14 beschrieben. Da in den folgenden Kapiteln 3 und 4 in erster Linie das Verhalten der Membran im überschwellig erregten Zustand bzw. in der Umgebung der Schwellspannung ($U = U_I - U_{II}$) untersucht wird, wird zum Zweck einer vereinfachten mathematischen Behandlung der Probleme die monotone K-Charakteristik der Abb. 5b durch eine Gerade der Neigung K approximiert, wobei der Neigung je nach Aussteuerungsgrad der Membran die Werte K_1 und K_2 annimmt. Die nichtmonotone K-Charakteristik wird in der ursprünglich gemessenen Form der Abb. 5b verwendet. Unter diesen Voraussetzungen wird das elektrische Verhalten eines Stücks Nervenfaser der Länge Δx durch folgende Gleichungen beschrieben, die mittels der Kirchhoff'schen Gesetze aus der Schaltung der Abb. 14 folgen.

$$u_\nu - u_{\nu-1} = \Delta x \cdot r \cdot i_\nu \tag{2.4}$$

$$u_\nu = U_I + \frac{1}{\Delta x \cdot K} \cdot i_{L\nu} + \frac{L}{\Delta x} \cdot \frac{d}{dt}(i_{L\nu}) \tag{2.5}$$

$$i_{L\nu} = \Delta x \cdot I_{o\nu} + (i_{\nu+1} - i_\nu) - \Delta x \cdot V(u_\nu - U_I) - C \cdot \Delta x \cdot \frac{d}{dt}(u_\nu) \tag{2.6}$$

Gemäß der Abb. 14 bedeuten dabei :

u_ν = Membranspannung am ν-ten Vierpol des Modells

i_ν = Achsialer Strom im ν-ten Vierpol des Modells

$i_{L\nu}$ = Induktiver Blindstrom im ν-ten Vierpol des Modells

$\Delta x \cdot I_{o\nu}(t)$ = Von außen in den ν-ten Vierpol des Modells eingespeister Strom.

Eliminiert man aus den Gleichungen 2.4, 2.5 und 2.6 die Größen $i_{L\nu}$, $i_{L\nu+1}$ und i_ν, so beschreibt die nichtlineare Differenzen-Differentialgleichung 2.7 das dynamische Verhalten einer Nervenfaser der Länge Δx.

(2.7)

$$\frac{u_{\nu+1} - 2u_\nu + u_{\nu-1}}{\Delta x^2} - L \cdot K \cdot C_{\nu r} \cdot \frac{d^2 u_\nu}{dt^2} - K \cdot r \cdot u_\nu - r \cdot N(u_\nu - U_R)$$

$$- r \cdot C \cdot \frac{du_\nu}{dt} - L \cdot K \cdot r \cdot \frac{d\,N(u_\nu - U_R)}{dt} + L \cdot k \cdot \frac{d}{dt}\left(\frac{u_{\nu+1} - 2u_\nu + u_{\nu-1}}{\Delta x^2}\right)$$

$$+ \left[K \cdot r \cdot U_I + r \cdot I_{o\nu}(t) + L \cdot K \cdot r \cdot \frac{d}{dt}\left(I_{o\nu}(t)\right)\right] = 0$$

Um das dynamische Verhalten einer durch die Gleichung 2.7 beschriebenen Kettenleiterschaltung im Hinblick auf die Entstehung des PSP quantitativ näherungsweise zu untersuchen, wurde das Modell einer 1 mm langen Nervenfaser vom Durchmesser d = 0,05 mm, das beidseitig mit dem Wellenwiderstand der linearen Faser (Systemzustand I') abgeschlossen ist, an seinem Anfang, seinem Ende wie auch in der Mitte mit je einem Stromimpuls der Amplitude $I = 10^{-7} A$ sowie der Pulsbreite von 1 ms angesteuert. Der zeitliche Verlauf des Reaktionspotentials U_e am Faserende ist in Abb. 15 dargestellt. (Kurve 1 bedeutet Erregung am Faseranfang, Kurve 3 am Faserende und Kurve 2 in der Mitte der Faser). Es wird angenommen und wurde in Spezialfällen bereits quantitativ bestätigt [20], daß die im Bereich des Dendritenbaumes gemessenen kontinuierlichen Signale (PSP) näherungsweise durch Superposition von durch Stromimpulse in den Synapsen ausgelösten Reaktionspotentialen aufgebaut werden. Dieser Standpunkt wird hier übernommen und bei den folgenden Überlegungen benutzt werden. Vollzieht man in der Gleichung 2.7 den Grenzübergang $\Delta X \to 0$, so geht diese Gleichung in eine partielle Differentialgleichung für die Größe u(x,t) über.

(2.8)

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - L \cdot C \cdot K \cdot r \cdot \frac{\partial^2 u}{\partial t^2} - K \cdot r \cdot u - r \cdot N(u - U_R)$$

$$- \left[r \cdot C + L \cdot K \cdot r \cdot \frac{\partial N(u - U_R)}{\partial u}\right] \cdot \frac{\partial u}{\partial t} + L \cdot K \cdot \frac{\partial^3 u}{\partial t \cdot \partial x^2}$$

$$+ \left[K \cdot r \cdot U_I + r \cdot I_o(x,t) + L \cdot K \cdot r \cdot \frac{\partial}{\partial t}\left(I_o(x,t)\right)\right] = 0$$

Dabei ist u(x,t) = die Potentialdifferenz an der Membran der Nervenzelle im Punkt x zur Zeit t. $I_o(x,t)$ = der von außen in die Nervenzelle eingespeiste Strom im Punkt x zur Zeit t.
x = die achsiale Ortskoordinate der Nervenfaser,
t = die Zeit.

Eine Nervenfaser wird somit durch eine inhomogene nichtlineare partielle Differentialgleichung dritter Ordnung mit zeitinvarianten Koeffizientenfunktionen beschrieben. Die nichtlinearen Koeffizientenfunktionen spiegeln das regenerative Verhalten der Membran wieder. Der Verzicht auf die Beschreibung von Akkomodationsvorgängen im Nerv bewirkt, daß die Zeitvariable t nicht explzite in den Koeffizientenfunktionen der Gleichung 2.8 auftritt. Zum Zweck der Diskussion spezieller Lösungen dieser Differentialgleichung müssen ihre Randbedingungen bekannt sein. Experimentell wurden bisher bei nichtmyelinierten Nerven keinerlei Unterschiede zwischen den elektrischen Eigenschaften von Nervenfasern an verschiedenen Orten einer Nervenzelle gefunden [5] Aus diesem Grunde wird bei den folgenden Untersuchungen angenommen, daß alle Fasern einer Nervenzelle, d.h. sowohl das Axon, wie auch die Dendriten und der Bereich des Zellsoma die gleichen elektrischen Eigenschaften besitzen, sodaß jede beliebige Faser einer Nervenzelle durch die Gleichung 2.8 beschrieben wird. Interessiert man sich speziell für die dynamischen Vorgänge im Zellsoma (Teilsystem III der Abb. 2), so werden diese durch die Lösungseigenschaften der Gleichung 2.8 beschrieben, wenn die Randbedingungen dieses Teilsystems, d.h. die Verhältnisse im Grenzbereich des Zellsoma (System III) zum Axon (System II), die fortan Randbedingung b genannt werden, wie auch die Verhältnisse im Grenzbereich des Zellsoma zum Dendritenbaum (System I) die fortan Randbedingung a genannt werden, bekannt sind. Direkte Messungen der Randbedingung b liegen nicht vor. Es sind jedoch Frequenzgangmessungen des Longitudinalwiderstandes des Axon bekannt [1] , aus denen sich näherungsweise Aussagen über die Randbedingung b herleiten lassen. Versucht man,unter Verwendung verschiedener einseitiger Randbedingungen der Gleichung 2.8 diese Frequenzgänge theoretisch am Modell herzuleiten, so wird dies in guter Näherung erreicht, indem die Nervenfaser (als Randbedingung b) mit ihrem Wellenwiderstand abgeschlossen wird. Die Randbedingung b wird somit durch Widerstandsanpassung an der Trennstelle der Systeme II und III (Abb.2) festgelegt. (Bei den Untersuchungen in den Kapiteln 3 und 4 werden darüber hinaus auch andere Randbedingungen b diskutiert).
Der Frequenzgang des Wellenwiderstandes der durch die Gleichung 2.8 beschriebenen Nervenfaser wird durch die Gleichung 2.9 charakterisiert. (siehe Anhang A.3)

$$Z_L(i\omega) = \frac{1}{Y_L(i\omega)} = \left\{ \frac{r\cdot(i\omega\cdot L + 1/R)}{(i\omega\cdot L + 1/R)(i\omega C + N) + 1} \right\}^{1/2} \qquad (2.9)$$

oder

$$Z_L(i\omega) = Z_L^*(i\omega)\cdot d^{-3/2} \quad , \quad Y_L(i\omega) = Y_L^*(i\omega)\cdot d^{3/2}$$

; mit Gl. 2.2 folgt

$$Z_L^*(i\omega) = \frac{1}{Y_L^*(i\omega)} = \left\{ \frac{p_1(i\omega\cdot p_3 + 1/p_K)}{(i\omega\cdot p_3 + \frac{1}{p_K})(i\omega p_2 + p_N) + 1} \right\}^{1/2}$$

Für p_K bzw. p_N in Gleichung 2.9 sind die zu den einzelnen Systemzuständen gehörenden Werte einzusetzen.

In Abb. 16 sind die Ortskurven der Frequenzgänge des Wellenwiderstandes für den Systemzustand I' und II' (Kurve 1 und 2) aufgezeichnet. Für diese Kurven gelten die gleichen Bemerkungen wie für die Kurven der Abb. 11. Aussagen über die Randbedingung a werden aus vollkommen anderen Überlegungen gewonnen. Histologische Untersuchungen an motorischen Nervenzellen von Wirbeltieren [9] weisen daraufhin, daß die Durchmesser sich verzweigender Nervenfasern des Dendritenbaumes zumindest in nicht allzugroßer Entfernung vom Soma - auf diese Umgebung des Zellsoma bezieht sich aber die Randbedingung a - dem Gesetz der Gleichung 2.10 gehorchen.

$$d_o^{3/2} = \sum_{\varkappa=1}^{n} d_\varkappa^{3/2} \qquad (2.10)$$

Hierin bedeuten d_o den Durchmesser der sich verzweigenden Nervenfaser und $d_\varkappa$ die Durchmesser der n Zweige (Abb. 17). W. Rall, der diese Gesetzmäßigkeit fand, schreibt über deren Bedeutung [20] „ intuitively, this constraint resembles the familiar notion of impedance-matching". Ausgehend von diesem Hinweis wird untersucht, welchem Gesetz die Durchmesser der Fasern eines Verzweigungspunktes gehorchen müssen, damit an diesem Verzweigungspunkt von der unverzweigten Faser her gesehen Widerstandsanpassung des Modells vorliegt. Widerstandsanpassung der Fasern in der Richtung Soma-Dendriten bedeutet, daß elektromagnetische Wellen, die in dieser Richtung die Fasern durchlaufen, an den Verzweigungsstellen nicht reflektiert werden. Bezeichnen wir den Wellenwiderstand der unverzweigten Faser mit $Z_{Lo} = 1/Y_{Lo}$ und den der Zweige mit $Z_{L\varkappa} = 1/Y_{L\varkappa}$, so gilt bei Widerstandsanpassung an der Verzweigungsstelle (im obigen Sinn) Gleichung 2.11.

$$Y_{L0} = \sum_{\varkappa=1}^{m} Y_{L\varkappa} \qquad \text{d.s.w.}$$

$$Y_L^{*} \cdot d_0^{3/2} = \sum_{\varkappa=1}^{m} Y_L^{*} \cdot d_\varkappa^{3/2} = Y_L^{*} \cdot \sum_{\varkappa=1}^{m} d_\varkappa^{3/2} \qquad (2.11)$$

Hieraus folgt die Gleichung 2.10.

Die Randbedingung a ist somit ebenfalls durch Widerstandsanpassung charakterisiert. (vergleiche Fußnote 5 über das widerstandsangepaßte Verhalten elektrischer Fische an ihre Umgebung).
Wenn auch der Dendritenbaum vom Zellsoma her wiederstandsangepaßt betrieben wird, so liegt dennoch in der umgekehrten Richtung (Synapsen →Soma) im Dendritenbaum keine Widerstandsanpassung vor. Signale, die durch die Synapsen in die Dendriten eingespeist werden, finden in jedem Verzweigungspunkt eine Stoßstelle vor. Ein Teil ihrer Energie wird in Richtung Soma weitergeleitet, während der andere Teil in den Dendritenbaum reflektiert wird und keinen Beitrag zum PSP im Bereich des Zellsoma liefert.
Bei den obigen Überlegungen wurde in Anlehnung an diesbezügliche Meßergebnisse [25] vorausgesetzt, daß die elektrischen Signale im Dendritenbaum in kontinuierlicher Form übertragen werden (Teilsystem I der Abb. 2). Dies wiederum setzt voraus, daß die Nervenfasern des Dendritenbaumes entweder nur unterschwellig ausgesteuert werden (was hier angenommen wird), oder daß sie keine regenerativen Eigenschaften in Form der Leitwertcharakteristik N(u) besitzen (wofür allerdings keine experimentellen Befunde vorliegen). Das PSP im Bereich des Zellsoma (d.h. im Teilsystem III, Abb.2) wird in erster Näherung als lineare Überlagerung von Potentialschwankungen gedeutet, die durch in die Synapsen eingespeiste und im Dendritenbaum gedämpfte Stromimpulse erzeugt werden [25] . Die Datenverarbeitung in der Nervenzelle läßt sich unter diesen Voraussetzungen verstehen, wenn man das dynamische Verhalten jenes Teils der Nervenzelle untersucht, in dem die kontinuierlichen Signale (PSP) in diskrete Signale (Nervenspikes) umgesetzt werden. Dieser Teil der Nervenzelle wird durch das Teilsystem III der Abb. 2 repräsentiert, das mathematisch durch die Gleichungen 2.7 bzw. 2.8 und die Randbedingungen a und b beschrieben wird. Es ist zu erwarten, daß die Signale in diesem Bereich der Nervenzelle gleichzeitig sowohl in kontinuierlicher wie auch in diskreter Form vorliegen, da in diesem Bereich Signale vom erstgenannten Typ in Signale des zweiten

Typs umgewandelt werden. Signalgemische dieser Art wurden in der Tat experimentell u.a. in Rezeptorneuronen und Muskelfasern nachgewiesen (siehe Foto 4, 6 und 7), [P4, P6, P7] . Typische Signalformen des Teilsystems I sind den Fotos 1 und 2 [P1, P2] zu entnehmen, während die Signale des Systems II die Form der Oszillogramme der Fotos 3, 5 und 8 aufweisen [P3, P5, P8] . In den Kapiteln 3 und 4 werden die Eigenschaften des Teilsystems III untersucht und seine informationsverarbeitende Funktion diskutiert. Fortan sei das Teilsystem III kurz System oder Modell genannt.

3. Informationsverarbeitung in der Nervenzelle als Stabilitätsproblem

Im zweiten Kapitel wurde die Nervenzelle in drei Teilsysteme aufgegliedert. Dabei wurde das Teilsystem III definiert als der den Dendritenbaum und das Axon verbindende somatische Bereich, der durch das PSP überschwellig erregt wird und dasselbe in diskrete Impulsfolgen umwandelt. Das kontinuierliche PSP wird als Eingangssignal dieses Systems (III), die diskreten Impulse werden als Ausgangssignal dieses Systems interpretiert. Unter der Voraussetzung, daß der Dendritenbaum (Teilsystem I) im unterschwellig erregten Zustand ein passives quasi-lineares Filter darstellt, das die in den Synapsen eingespeisten Stromimpulse in das kontinuierliche PSP umwandelt, sowie unter Berücksichtigung der Erfahrung, daß das Axon (Teilsystem II) die Impulse lediglich überträgt aber nicht weiter verarbeitet, ist das Teilsystem III für die eigentliche Informationsverarbeitung der Nervenzelle verantwortlich. Da dieses Teilsystem fortan im Brennpunkt der Diskussion steht, wird es kurz System genannt. Der Prozeß der Informationsverarbeitung einer Nervenzelle ist unter diesen Voraussetzungen genau dann als bekannt anzusehen, wenn es gelingt, einen funktionalen Zusammenhang zwischen den informationstragenden Kenndaten der Eingangs- und Ausgangssignale des Systems zu gewinnen. Zu diesem Zweck sind zunächst die wesentlichen informationstragenden Kenndaten beider Signale zu ermitteln.

Das Ausgangssignal des Systems setzt sich aus einer zeitlichen Folge gleichartiger Impulse zusammen, deren einzig freier Parameter die Impulsfolgefrequenz ist. Notwendigerweise ist deshalb die Impulsfrequenz der gesuchte Parameter des Ausgangssignals. Welcher Art Kenndaten des Eingangssignals steuern die Pulsfrequenz des Ausgangssignals, oder in welcher Form ist die Information des Ausgangssignals im Eingangssignal verschlüsselt? Dies ist unter den getroffenen Voraussetzungen die Kernfrage der Informationsverarbeitung in einer Nervenzelle. Im Gegensatz zum Ausgangssignal ist das Eingangssignal, das PSP, ein strukturarmes „amorphes" Signal, das sich nur sehr schwer durch Kenndaten charakterisieren läßt. Um erste Kenndaten für das PSP zu gewinnen, wird das PSP fourieranalysiert und durch seine Spektralkomponenten beschrieben. Diese spektrale Betrachtungsweise legt als Grenzwertbetrachtung eine Aufteilung der obigen Ausgangs-

frage in folgende zwei Teilfragen nahe:

1.) Wird die Frequenz des Ausgangssignals durch eine im Eingangssignal (PSP) enthaltene dominante Spektrallinie gleicher Frequenz festgelegt? ($\omega_{PSP} = \omega_{Puls}$)
oder
2.) Steuert die Spektrallinie der Frequenz Null, der Mittelwert oder Erwartungswert des Eingangssignals, die Frequenz des Ausgangssignals? ($\omega_{PSP} = 0$).

Hierbei bedeutet ω_{Puls} die Kreisfrequenz des Ausgangssignals: ω_{PSP} ist die Kreisfrequenz der dominanten Spektrallinie im Eingangssignal.

Die bevorzugte Behandlung einzelner Spektrallinien des PSP erscheint auf den ersten Blick sowohl mathematisch wie auch biophysikalisch unbegründet zu sein. Die folgenden Untersuchungen werden jedoch dieses Vorgehen rechtfertigen, wenngleich die biophysikalische Interpretation der Rechenergebnisse es nahelegt, die aus Gründen einer vereinfachten mathematischen Behandlung gewählten interessierenden diskreten Frequenzen des PSP ($\omega_{PSP} = 0$ bzw. $\omega_{PSP} = \omega_{Puls}$) zu einem niederfrequenten ($\omega_{PSP} \ll \omega_{Puls}$) bzw. zu einem hochfrequenten ($\omega_{PSP} \gtrsim \omega_{Puls}$) Frequenzband zu verschmieren. Das im Hinblick auf die Teilfrage 1 behandelte System wird fortan fremderregtes System genannt und in Kapitel 4 diskutiert. Die unter dem Aspekt der Teilfrage 2 diskutierten Untersuchungen werden Stabilitätsanalyse genannt und in Kapitel 3 behandelt.

3.1 Stabilitäts- und Oszillationskriterien des Nervenmodells

Bei der Diskussion des selbsterregten Systems interessieren zunächst die Fragen, ob und unter welchen Bedingungen das System in der Lage ist, als Reaktion auf eine konstante oder langsam veränderliche (niederfrequente oder quasikonstante) räumliche und zeitliche Erregung ($\omega_{PSP} \ll \omega_{Puls}$) oszillatorisch instabil zu werden, d.h. Ausgangssignale in Form periodischer Impulse zu erzeugen, und welche Rolle dabei der induktive Speicher der Membran wie auch der stationäre negative Membranwiderstand und die Geometrie der Nervenfasern spielen.

Zunächst wird ein Stabilitätskriterium abgeleitet, das hinreichend ist für ein asymptotisch stabiles Systemverhalten. Das System wird hierbei durch das Netzmodell der Abb. 14 bzw. durch die Gl. 2.7 beschrieben. Sein Stabilitätsverhalten wird mit Hilfe der Theorie der „Gemischten Potentialfunktion" (mixed potential) untersucht [26]. Diese Theorie gestattet es, das Konzept der Liapunov'schen Stabilitätstheorie auf eine große Klasse extrem nichtlinearer Netzwerke konkret anzuwenden. Um die biophysikalischen Gedankengänge nicht durch umfangreiche Rechnungen zu unterbrechen, werden die Grundgedanken dieser Theorie sowie ihre Anwendung auf das vorliegende System im Anhang A.4 diskutiert. Insbesondere führen die Überlegungen dieses Anhangs und speziell die Ungleichung A.4.17 zu folgenden konkreten Aussagen über das Stabilitätsverhalten des nichtlinearen Systems.

Theorem 1: Das durch die Gleichung 2.7 beschriebene System ist asymptotisch stabil, wenn folgende Ungleichung erfüllt ist:

$$K' < (C'/L')^{1/2} \tag{3.1}$$

Dieses Theorem liefert eine hinreichende Bedingung für ein asymptotisch stabiles Systemverhalten, ausgedrückt durch die Systemzeitkonstanten $L'K'$ und $C'K'$. Umgekehrt liefert dann die folgende Ungleichung 3.2 eine notwendige Bedingung für ein oszillatorisch instabiles Systemverhalten (Fußnote 6).

$$K' \geq (C'/L')^{1/2} \tag{3.2}$$

Die Relationen 3.1. und 3.2 lassen sich unter Verwendung der Gleichung 2.2 in folgende Ungleichungen umformen:

$$K < (C/L)^{1/2} \quad \text{oder} \quad p_K < \left(\frac{p_2}{p_3}\right)^{1/2} \tag{3.3}$$

$$K \geq (C/L)^{1/2} \quad \text{oder} \quad p_K \geq \left(\frac{p_2}{p_3}\right)^{1/2} \tag{3.4}$$

Diese beiden Ungleichungen besitzen eine Reihe bemerkenswerter Eigenschaften.

1.) Diese Stabilitätsbedingungen hängen nicht explizite vom Typ der nichtlinearen Widerstandscharakteristik N(u) und von der Größe des Achsialwiderstandes r der Nervenfasern ab. Ist z.B. die Ungleichung 3.3 erfüllt, so ist das System asymptotisch stabil für beliebige nichtlineare Widerstände, Kapazitäten und Induktivitäten, sofern diese den Voraussetzungen des Anhangs A.4 genügen.

2.) Die Stabilitätskriterien 3.3 und 3.4 hängen nur noch von den elektrischen Eigenschaften der Nervenfasern und nicht mehr von deren geometrischen Daten wie Faserlänge und Faserdurchmesser ab. Ist somit die Ungleichung 3.3 erfüllt, so kann eine Nervenfaser beliebigen Durchmessers über eine beliebige Länge mit einer zeitlich und räumlich konstanten Spannung überschwellig erregt werden, ohne daß sie dabei periodische Impulse zu erzeugen vermag.

3.) Der Ungleichung 3.3 ist zu entnehmen, daß bei Verschwinden der Membranspeicher induktiven Charakters das System niemals periodische Schwingungen erzeugen kann, wie nichtlinear die restlichen Elemente des Netzwerks auch immer sein mögen. Das unerwartete Auftauchen eines Blindwiderstandes induktiven Charakters im Membranmodell gewinnt somit bei der Stabilitätsanalyse von Nervenzellen eine entscheidende Bedeutung.

4.) Die Ungleichungen 3.3 und 3.4 sind unabhängig von der Anzahl der Schleifen der Kettenschaltung der Abb. 14 und damit auch unabhängig von der oberen Grenze n des Diskretisierungsparameters. Biologisch bedeutet dies, daß die obigen Stabilitätskriterien nicht nur auf räumlich diskret verstärkende myelinierte Nervenfasern anwendbar sind, sondern daß sie auch mit beliebiger Genauigkeit kontinuierlich verstärkende nicht myelinierte Nervenfasern beschreiben.

5.) Die Ungleichungen 3.3 und 3.4 hängen nicht von den Randbedingunen a und b des Systems ab, was insofern hier sehr wichtig ist, da die Randbedingungen nur näherungsweise bekannt sind (Fußnote 7).

Zur Ermittlung hinreichender Bedingungen für die Existenz periodischer Schwingungen im System der Gleichung 2.7 wird die nichtlineare Charakteristik N(u) durch eine Gerade der Neigung N'_3 der Gleichung 2.2 approximiert und somit das Verhalten des linearisierten Systems im überschwellig erregten Zustand (III') diskutiert. Ausgangspunkt dieser Betrachtungen sind die Gleichungen 2.4, 2.5 und 2.6. Aus ihnen folgt nach Elimination der Größe $i_{L\nu}$ die Gleichung 3.5.

$$
\begin{aligned}
&-L'C'\frac{d^2u_\nu}{dt^2} - (L'N' + C'/K')\frac{du_\nu}{dt} - (N'/K' + 1)u_\nu \\
&+L'\frac{d}{dt}(i_{\nu+1} - i_\nu) + \frac{1}{K'}(i_{\nu+1} - i_\nu) \\
&= -\left[U_I + N'/K'\,U_{II} - \frac{1}{K}\Delta x\, I_{o\nu} + L'\frac{d}{dt}(\Delta x \cdot I_{o\nu})\right]
\end{aligned}
\tag{3.5}
$$

Da bei linearen Systemen der inhomogene Term einer Differentialgleichung keinen Einfluß auf das Stabilitätsverhalten des Systems ausübt, wird das Stabilitätsverhalten des linearisierten Systems vollständig durch die Gleichung 2.3 und die folgende homogene Differentialgleichung 3.6 beschrieben. Der inhomogene Term der Gleichung 3.5 dient bei den späteren Betrachtungen lediglich dazu, spezielle interessierende Arbeitspunkte des Systems einzustellen, was jeweils mathematisch durch eine geeignete Koordinatentransformation der Größe u_ν realisiert wird.

$$
\begin{aligned}
&L'C'\cdot\frac{d^2u_\nu}{dt^2} + (L'N' + C'/K')\cdot\frac{du_\nu}{dt} + (N'/K' + 1)\cdot u_\nu \\
&-L'\frac{d}{dt}(i_{\nu+1} - i_\nu) - \frac{1}{K}(i_{\nu+1} - i_\nu) = 0
\end{aligned}
\tag{3.6}
$$

Der Lösungsansatz

$$
u_\nu = b\, e^{\alpha_1 t}\cdot\cos(\nu + 1/2)\psi \tag{3.7}
$$

mit

$$
\begin{aligned}
b, \psi &\in \mathbb{R}^1 \\
\alpha_1 &\in \mathbb{C}^1
\end{aligned}
$$

führt mit Gleichung 2.3 wegen

$$i'_\nu = \frac{b_1}{r} \cdot e^{\alpha_1 t} \cdot [\cos(\nu+1/2)\psi - \cos(\nu-1/2)\psi] \tag{3.8}$$

auf die Gleichung

$$i_\nu = a_1 \cdot e^{\alpha_1 t} \cdot \sin \nu\psi \tag{3.9}$$

mit

$$a_1 := -\frac{2b_1}{r} \cdot \sin \psi/2$$

Unter Verwendung des Ansatzes 3.7 bzw. 3.9 werden bei verschiedenen Randbedingungen des Systems hinreichende Bedingungen für die Existenz periodischer Lösungen des linearisierten Systems der Gleichungen 2.3 und 3.6 abgeleitet. Die erste Randbedingung

$$i'_0 = i'_{n+1} = 0 \tag{3.10}$$

erzwingt Leerlauf an den Rändern a und b des Systems. Hierin stellt i_{n+1} den Strom dar, der am Rand a in das System eingespeist wird; i_0 repräsentiert den Strom, der am Rand b aus dem System herausfließt.

Aus den Gleichungen 3.9 und 3.10 folgt für $\nu = n+1$

$$i_{n+1} = a_1 \cdot e^{\alpha_1 t} \cdot \sin(n+1)\psi = 0$$

, was genau dann erfüllt ist, wenn gilt

$$(n+1)\psi_\varkappa = \varkappa \cdot \pi \quad ; \quad (\varkappa = 0,1,2,\cdots,n-1)$$

oder

$$\psi_\varkappa = \frac{\varkappa}{n+1}\pi \quad ; \quad (\varkappa = 0,1,2,\cdots,n-1) \tag{3.11}$$

Setzt man die Gleichung 3.7 sowie die Gleichung 3.9 in die Gl. 3.6 und 2.3 ein, so folgt

$$\left[L'C' \alpha_1^2 + (L'N' + C'/K') \cdot \alpha_1 + \left(\frac{N'}{K'} + 1\right) \cdot b_1 \cdot e^{\alpha_1 t} \cdot \cos(\nu+1/2)\psi_\varkappa \right. \tag{3.12}$$

$$\left. -(L'\alpha_1 + 1/K') \cdot a_1 \cdot e^{\alpha_1 t} \cdot (\sin(\nu+1)\psi_\varkappa - \sin \nu \psi_\varkappa) \right] = 0$$

$$b_1 \cdot e^{\alpha_1 t} \left[\cos(\nu+1/2) \cdot \psi_\varkappa - \cos(\nu-1/2)\psi_\varkappa \right) - r' a_1 \cdot e^{\alpha_1 t} \sin \nu \psi_\varkappa = 0$$

; mit

$$A_1 := (L'\alpha_1 + 1/K')\cdot a_1 \tag{3.13}$$

$$B_1 := [L'C'\alpha_1^2 + (L'N' + C'/K')\cdot\alpha_1 + (N'/K' + 1)]\cdot b_1$$

folgt

$$\frac{B_1}{A_1} = \frac{\sin(\nu+1)\psi_\varkappa - \sin\nu\psi_\varkappa}{\cos(\nu+1/2)\cdot\psi_\varkappa} \tag{3.14a}$$

$$\frac{\nu'\cdot a_1}{b_1} = -2\cdot\sin\frac{\psi_\varkappa}{2} =: -\lambda_\varkappa \tag{3.14b}$$

Dann folgt aus Gleichung 3.14a mit

$$\frac{A_1}{B_1} = \frac{\sin(\nu+1/2+1/2)\psi_\varkappa - \sin(\nu+\frac{1}{2}-\frac{1}{2})\psi_\varkappa}{\cos(\nu+1/2)\psi_\varkappa}$$

, daß

$$\frac{A_1}{B_1} = 2\cdot\sin(\tfrac{1}{2}\cdot\psi_\varkappa) = \lambda_\varkappa$$

Damit ergibt sich

$$\left.\begin{aligned} B_1 - A_1\lambda_\varkappa &= 0 \\ \nu' a_1 + b_1\lambda_\varkappa &= 0 \end{aligned}\right\} \tag{3.15}$$

oder mit Gleichung 3.13

$$\begin{pmatrix} L'C'\alpha_1^2 + (L'N' + C'/K')\alpha_1 + (N'/K'+1) & ; -(L'\alpha_1 + \frac{1}{K'})\lambda_\varkappa \\ \lambda_\varkappa & ; \quad \nu' \end{pmatrix}\cdot\begin{pmatrix} b_1 \\ a_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \tag{3.16}$$

Das lineare Gleichungssystem 3.16 besitzt genau dann eine nichttriviale Lösung, wenn gilt

$$(L'C')\alpha_1^2 + ((L'/\nu')\cdot\lambda_\varkappa^2 + L'N' + C/K')\alpha_1 + \left(\frac{N'}{K'} + 1 + \frac{\lambda_\varkappa^2}{\nu' K'}\right) = 0 \tag{3.17}$$

Gleichung 3.6 besitzt genau dann periodische Lösungen $u_\nu(t)$ und $i_\nu(t)$, wenn α_1 rein imaginär ist. Der Gleichung 3.17 zufolge ist dies nur er-

füllt, wenn folgende Bedingungen gelten:

$$\frac{L'}{T'}\cdot\lambda_\varkappa^2 + L'N' + \frac{C'}{K'} = 0 \tag{3.18a}$$

$$\frac{N'}{T'} + A + \frac{\lambda_\varkappa^2}{T K} > 0 \tag{3.18b}$$

$$0 < L'\cdot C' \tag{3.18c}$$

Da bereits bei der Herleitung der Stabilitätsbedingung 3.3 vorausgesetzt wurde, daß L und C beide positiv sind (Anhang A.4,), liefern die beiden folgenden Relationen eine hinreichende Bedingung für ein oszillatorisch instabiles Verhalten des Systems im Systemzustand III'.

Theorem 2: Das durch die Gleichung 2.7 beschriebene System ist oszillatorisch instabil (d.h. es erzeugt Impulsfolgen), wenn folgende Bedingungen erfüllt sind:

$$\frac{L'}{T'}\cdot\lambda_\varkappa^2 + L'N' + \frac{C'}{K'} = 0 \tag{3.19a}$$

$$K' > \left(C'/L'\right)^{1/2} \tag{3.19b}$$

Mit Gl. 2.2 und 3.14 folgt hieraus

$$p_H > \left(p_2/p_3\right)^{1/2} \tag{3.20a}$$

$$p_N + \frac{p_2}{p_3\cdot p_4} + \frac{4}{p_4}\cdot\sin^2\left(\frac{\varkappa e}{n+1}\cdot\frac{\pi}{2}\right)\cdot\frac{d}{(n+1)^2} \tag{3.20b}$$

In den Gleichungen bzw. Ungleichungen 3.4 und 3.20 besitzen wir notwendige und hinreichende Kriterien für ein oszillatorisch instabiles Verhalten des Systems im Systemzustand III'.
Ein Vergleich der Relationen 3.4 und 3.20 läßt interessante Aspekte dieser Kriterien erkennen.

1. Die Ungleichung 3.20a weist alle bemerkenswerten Eigenschaften auf, die bereits bei der Diskussion der Ungleichung 3.4 durchleuchtet wurden. Sie hängt somit nicht explizite ab von den Größen N und r (bzw. p_N, p_1), wird nicht von geometrischen Eigenschaften der Nervenfasern beruhrt, unterstreicht die Bedeutung des induktiven Speichers der Membran, ist unabhängig von der Anzahl der Schleifen des diskreten Modells (Abb. 14) und hängt außerdem nicht von den Randbedingungen der Differentialgleichung ab.

2. Ein Vergleich der Ungleichungen 3.4 und 3.20a zeigt, daß die Stabilitätsabschätzung sehr scharf ist. Erfüllt ein System z.B. die Gl. 3.20b, so stellt die Ungleichung 3.20a eine notwendige und hinreichende Bedingung fur die Existenz periodischer Schwingungen des Systems dar.

3. Im Gegensatz zu den Ungleichungen 3.4 und 3.20a hängt die Gl. 3.20b von den geometrischen Größen der Nervenfaser ab. Dieser Geometrieeinfluß kommt durch die folgenden Überlegungen noch deutlicher zum Ausdruck. Werden nur Schwingungszustände mit $\varkappa \ll n$ zugelassen, was die Allgemeinheit der Betrachtungen kaum einschränkt, da die Variable n z.B. bei nichtmyelinierten Fasern beliebig groß gewählt werden kann, so läßt sich die Gl. 3.20b in guter Näherung wie folgt umschreiben

$$p_N + \frac{p_2}{p_3 p_N} + \frac{4}{p_1} \cdot \frac{\pi^2}{4} \cdot \left(\frac{\varkappa}{n}\right)^2 \cdot \frac{d}{(\Delta x)^2} \approx 0 \qquad (3.21)$$

oder mit $n \cdot \Delta x = \ell \quad , (\varkappa = 0,1,2,\cdots \ll n+1)$

$$p_N + \frac{p_2}{p_3 p_N} + \frac{\pi^2 \cdot \varkappa^2 \cdot d}{p_1 \cdot \ell^2} \approx 0 \qquad (3.22)$$

Der Faktor $\left(\frac{\varkappa}{\ell}\right)^2 \cdot d$ der Gl. 3.22, der durch die Länge l und den Durchmesser d der betrachteten Nervenfaser wesentlich bestimmt ist, wird fortan Formfaktor genannt. Er wird wie folgt abgekurzt geschrieben:

$$Z_1^2 := \left(\frac{\varkappa}{\ell}\right)^2 \cdot d \qquad (3.23)$$

Dieser Formfaktor wird unabhängig von den Überlegungen dieses

Kapitels bei der Anwendung der Störungsrechnungen auf das Neuronmodell auf anderem Wege erneut in den Betrachtungen auftrauchen und das Systemverhalten entscheidend mitbestimmen.
Es liegt nahe, den Formfaktor zur Klassifizierung von Nervenzellen heranzuziehen, etwa in dem Sinne, daß die Menge aller Nervenzellen zunächst in zwei Teilmengen aufgeteilt wird, deren eine aufgrund der Gl. 3.22 nur Nervenzellen beinhaltet, die asymptotisch stabil sind, und deren andere Nervenzellen beinhaltet, die bei konstanter äußerer Erregung periodische Signale erzeugen können, und deren informationsverarbeitende Funktion als Stabilitätsproblem formuliert werden kann. Darüberhinaus ist zu erwarten, daß der Formfaktor es gestattet, die zweite der obigen Teilmengen aufgrund lokaler geometrischer Eigenschaften der Nerven in weitere Teilklassen aufzugliedern, worauf hier nicht näher eingegangen wird.

4. Es ist bemerkenswert, daß sich aus den Relationen 3.19a und 3.19b die folgende Ungleichung ableiten läßt

$$\frac{4}{\tau}\cdot\sin^2\left(\frac{\varkappa\cdot\pi}{2(n+1)}\right)+K>-N \qquad (3.24)$$

, die eine formal sehr ähnliche Erweiterung der Stabilitätskriterien spezieller Relaxationssysteme darstellt, die durch gewöhnliche nichtlineare Differentialgleichungen 2-ter Ordnung beschrieben werden [23,24] .

5. Werden den obigen Stabilitätsbetrachtungen andere Randbedingungen zugrundegelegt, so bleiben die Relationen 3.4 und 3.20a unverändert gültig. Lediglich die Gl. 3.20b wird hierdurch für kleine n etwas verändert. Wählt man z.B. die Randbedingungen in der Form $u_o = u_{n+1} = 0$, so geht die Gl. 3.20b in die folgende Gleichung über

$$p_K+\frac{p_2}{p_3\cdot p_K}+\frac{4}{p_1}\cdot\sin^2\left(\frac{2\varkappa+1}{2n+1}\cdot\frac{\pi}{2}\right)\cdot\frac{\alpha}{(\Delta x)^2}=0 \qquad (3.20b')$$

, die für große n und $\varkappa \ll n$ wieder die Gestalt der Gl. 3.22 annimmt. Auch widerstandsangepaßte Randbedingungen führen auf die Gl. 3.22, sodaß die obigen Stabilitäts- bzw. Oszillationsbedingungen unabhängig sind von den interessierenden Randbedingungen des Systems.

Setzt man die Daten der Gl. 2.2 in die Ungleichungen 3.3 bzw. 3.4 und 3.20a ein, so zeigt sich, daß Nervenfasern aufgrund ihrer elektrischen Eigenschaften in der Tat oszillatorisch instabil sind, wenn sie überschwellig erregt werden (Zustand III') und die Geometriebedingung der Gl. 3.22 erfüllen. Andererseits sind Nervenfasern im unterschwellig erregten Zustand (Zustand I') immer stabil, wie die folgenden numerischen Ergebnisse zeigen. Es ergibt sich aufgrund der Gl. 2.2, die die experimentellen Daten liefert, für den Systemzustand I' die Relation

$$\frac{K^2 \cdot L}{C} \approx 0{,}2 < 1$$

, die hinreichend ist für ein asymptotisch stabiles Systemverhalten und für den Systemzustand III' die Relation

$$\frac{K^2 \cdot L}{C} \approx 3{,}2 > 1$$

, die notwendig ist für ein oszillatorisch instabiles Systemverhalten. Die Gl. 3.22, die hinreichend ist für die Existenz periodischer Schwingungen, läßt sich durch geeignete Wahl des Formfaktors z_1^2 erfüllen (Fußnote 8).

Durch die bisherigen Überlegungen wurde nachgewiesen, daß Nervenzellen sehr nahe am Stabilitätsrand arbeiten, und daß eine große Klasse von Nervenzellen existiert, die in der Lage sind, im überschwellig erregten Zustand oszillatorisch instabil zu werden. Insbesondere scheinen neben den rein elektrischen Eigenschaften der Nervenfasern ihre geometrischen Größen das Stabilitätsverhalten entscheidend mitzubestimmen, sodaß die Struktur der Nervenzellen ihre Funktion wesentlich mit beeinflußt, was bereits in Kapitel 2 angedeutet wurde. Die bisherige Stabilitätsanalyse des Systems klärt zwar noch nicht völlig die gestellte Grundfrage, ob die Informationsverarbeitung in einer Klasse von Nervenzellen als Stabilitätsproblem verstanden werden kann. Sie stellt aber sicher, daß in Nervenzellen ein (impulserzeugender) Mechanismus existiert, der eine solche Informationsverarbeitung ermöglicht. Die Fähigkeit eines Systems, oszillatorisch instabil zu werden, stellt somit eine notwendige Bedingung dafür dar, auf der Basis des Stabilitätsverhaltens des Systems Informationen zu übertragen. Um eine Antwort auf diese fundamentale Fragestellung zu gewinnen, ist darüberhinaus zu untersuchen, ob das

System in der Lage ist, im oszillatorisch instabilen Zustand als Reaktion auf eine Änderung des Pegels der konstanten Erregung die Frequenz des periodischen Signals zu variieren, und welche funktionale Abhängigkeit diese beiden Größen verbindet. Diese Problemstellung wird im folgenden Kapitel 3.2 diskutiert.

3.2 Abhängigkeit der Ausgangsimpulsfrequenz der Nervenzelle vom Mittelwert des PSP.

Im Kapitel 3.1 wurde gezeigt, daß eine Nervenzelle unter bestimmten Voraussetzungen in der Lage ist, oszillatorisch instabil zu werden. Da lineare dissipative Systeme hierzu nicht in der Lage sind, zeigt bereits dieses Ergebnis, daß die Funktion einer Nervenzelle weitgehend durch ihr nichtlineares Verhalten bestimmt wird. Bei dem in diesem Kapitel angestrebten Nachweis der Steuerbarkeit der Frequenz der periodischen Impulse durch Variation des Arbeitspunktes des Systems, d.h. durch Veränderung des Pegels der konstanten Systemerregung, gewinnt der typisch nichtmonotone Verlauf der Leitwertcharakteristik des Systems weiter an Bedeutung. Da eine Untersuchung des linearisierten Modells (auch bei harmonischer Linearisierung) nicht zum gewünschten Erfolg führen kann, wird das durch die nichtlineare Gleichung 2.8 beschriebene System mittels einer Störungsrechnung untersucht. Die hier verwendete Störungsrechnung [29,30] stützt sich auf Poincaré's Methode zur Vermeidung sekularer Terme bei der Untersuchung periodischer Bewegungen der Himmelsmechanik (Anhang A.5).
Diese Störungsrechnung wird auf die Systemgleichung 2.8 angewandt, die mittels der Variablentransformation

$$\tilde{u} := u - U_I \tag{3.25}$$

und nach Umbenennung der Variablen $\tilde{u}$ in u in die Gleichung 3.26 überführt wird:

$$\begin{aligned} & u_{xx} - LCK\tau \cdot u_{tt} - K\tau u - \tau \cdot N(u) \\ & - [\tau C + LK\tau \cdot \frac{\partial}{\partial u} N(u)] \cdot u_t + LK \cdot u_{txx} \\ & = - [K \cdot \tau \cdot (U_t - U_I) + \tau \cdot I_o + LK\tau \cdot I_{ot}] \end{aligned} \tag{3.26a}$$

Unter Verwendung der Abkürzungen

$$\begin{aligned} \alpha &:= -LKC\tau \\ \eta &:= K\tau \\ \delta &:= LK \end{aligned} \tag{3.27a}$$

$$h(I_o) := [K \cdot \tau (U_I - U_{II}) + \tau I_o + LK\tau I_{ot}]$$

$$f(u) := -\tau [2K \cdot u + N(u)]$$

$$g(u) := -\tau [C + LK \cdot \frac{\partial}{\partial u} N(u)]$$

wobei die Funktionen f(u) und g(u) durch folgende Polynome approximiert werden,

$$f(u) =: M_{10} + N_{10} \cdot u + P_{10} \cdot u^2 + Q_{10} \cdot u^3$$

$$g(u) =: R_{10} + S_{10} \cdot u + T_{10} \cdot u^2$$

geht die Gleichung 3.26a in die folgende Gleichung über:

$$u_{xx} + \alpha \cdot u_{tt} + \eta \cdot u + \delta u_{xxt} + f(u) + g(u) \cdot u_t = -h(I_o) \tag{3.26b}$$

Unter Verwendung einer weiteren Variablentransformation

$$\tilde{u} := u + \frac{\tau \cdot K}{\eta} (U_I - U_{II}) + \frac{\tau \cdot I_o}{\eta} + \frac{LK\tau}{\eta} \cdot I_{o_t} = u + \frac{h(I_o)}{\eta} \tag{3.28}$$

läßt sich mit Gleichung 3.27a definieren:

$$\tilde{f}(\tilde{u}) := f(\tilde{u} - \tfrac{1}{\eta} \cdot h(I_o)) \tag{3.27b}$$

$$\tilde{g}(\tilde{u}) := g(\tilde{u} - \tfrac{1}{\eta} \cdot h(I_o))$$

Werden die Funktionen f(u) und g(u) durch die Polynome

$$\tilde{f}(\tilde{u}) =: M_1 + N_1 \cdot \tilde{u} + P_1 \cdot \tilde{u}^2 + Q_1 \cdot \tilde{u}^3$$

$$\tilde{g}(\tilde{u}) =: R_1 + S_1 \cdot \tilde{u} + T_1 \cdot \tilde{u}^2$$

approximiert, so folgt für die Relation zwischen den Koeffizienten der Funktion $\tilde{f}(\tilde{u})$ bzw. $\tilde{g}(\tilde{u})$ und den Koeffizienten der Funktion f(u) bzw. g(u):

(3.27c)

$$M_1 = M_{10} - N_{10}\cdot\frac{h(I_0)}{\eta} + P_{10}\cdot\left(\frac{h(I_0)}{\eta}\right)^2 - Q_{10}\cdot\left(\frac{h(I_0)}{\eta}\right)$$

$$N_1 = N_{10} - 2P_{10}\cdot\frac{h(I_0)}{\eta} + 3Q_{10}\cdot\left(\frac{h(I_0)}{\eta}\right)^2$$

$$P_1 = P_{10} - 3Q_{10}\cdot\frac{h(I_0)}{\eta} \quad , \quad Q_1 = Q_{10}$$

$$R_1 = R_{10} - S_{10}\cdot\frac{h(I_0)}{\eta} + T_{10}\cdot\left(\frac{h(I_0)}{\eta}\right)^2$$

$$S_1 = S_{10} - 2T_{10}\cdot\frac{h(I_0)}{\eta} \quad , \quad T_1 = T_{10}$$

Nach Umbenennung von $\tilde{u}$ in u nimmt die Gleichung 3.26b folgende Gestalt an:

$$u_{xx} + \alpha\cdot u_{tt} + \eta\cdot u + \delta u_{xxt} + \tilde{f}(u) + \tilde{g}(u)\cdot u_t = 0 \tag{3.29}$$

Gesucht werden periodische Lösungen der in der folgenden Form modifizierten Gleichung 3.29 unter verschiedenen Randbedingungen.

$$u_{xx} + \alpha\cdot u_{tt} + \eta\cdot u = -\varepsilon\left[\delta\cdot u_{xxt} - \tilde{f}(u) - \tilde{g}(u)\cdot u_t\right] \quad , \quad 0 < x < l \tag{3.30}$$

$$u\left(x, t + \frac{2\pi}{\omega}\right) = u(x,t) \tag{3.31}$$

$$u(0,t) = u(l,t) = 0 \tag{3.32}$$

Hierbei sind l die Länge der untersuchten Nervenfaser und ω die unbekannte Kreisfrequenz der gesuchten periodischen Lösung; ε ist ein reeller Störparameter, der im Endergebnis gleich eins zu setzen ist (es wäre auch möglich, ε bei geeigneter Umbenennung der Gleichungskonstanten mit r zu identifizieren).

Das Verhalten des Systems der Gl. 3.30 wird unter der Randbedingung 3.32 und später unter einer weiteren interessierenden Randbedingung untersucht.
Die Existenz einer periodischen Lösung des Problems wurde durch die Stabilitätsuntersuchungen sichergestellt.

Nach Einführung einer Variablentransformation

(3.33)

$$t' := \omega t \qquad \text{und} \qquad x' = \frac{\pi}{\ell} x$$

und nach Umbenennung dieser Variablen t' in t und x' in x gehen die Gleichungen 3.30, 3.31 und 3.32 in die folgenden Gleichungen über:

(3.34)

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot u_{xx} + \alpha\,\omega^2 \cdot u_{tt} + \eta \cdot u = -\varepsilon\left[\delta\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \omega \cdot u_{xxt} + \tilde{f}(u) + \omega \cdot \tilde{g}(u) \cdot u_t\right], \quad (0 < x < \pi)$$

(3.35)

$$u(x, t + 2\pi) = u(x, t)$$

(3.36)

$$u(0, t) = u(\pi, t)$$

Gesucht werden die periodischen Lösungen

$$\text{und} \qquad \begin{matrix} u(x,t,\varepsilon) \\ \omega(\varepsilon) \end{matrix}$$

der Gl. 3.34 bis 3.36, die an der Stelle $\varepsilon = 0$ in eine Taylorreihe entwickelbar sind.

(3.37a)

$$u(\varepsilon) = u_0 + \varepsilon \cdot u_\varepsilon + \frac{1}{2}\varepsilon^2 \cdot u_{\varepsilon\varepsilon} + \cdots$$

(3.37b)

$$\omega(\varepsilon) = \omega_0 + \varepsilon \cdot \omega_\varepsilon + \frac{1}{2}\varepsilon^2 \cdot \omega_{\varepsilon\varepsilon} + \cdots$$

mit

$$u_0 := u(\varepsilon = 0)$$

$$\omega_0 := \omega(\varepsilon = 0)$$

$$u_\varepsilon := \frac{du}{d\varepsilon}(\varepsilon = 0)$$

$$\omega_\varepsilon := \frac{d\omega}{d\varepsilon}(\varepsilon = 0)$$

Näherung 0-ter Ordnung

Setzt man in den Gl. 3.34 bis 3.36 $\varepsilon = 0$, so gehen sie in die Gl. 3.38 über.

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot u_{0xx} + \alpha \cdot \omega_0^2 \cdot u_{0tt} + \eta \cdot u_0 = 0 \tag{3.38a}$$

$$u_0(x, t+2\pi) = u_0(x,t) \tag{3.38b}$$

$$u_0(0,t) = u_0(\pi,t) \tag{3.38c}$$

Bei geeigneter Wahl des Nullpunktes von t besitzen die Gl. 3.38 die folgende Lösung:

$$u_0(x,t) = A_n \cdot \sin nx \cdot \cos t \tag{3.39}$$

Durch Einsetzen der Gl. 3.39 in die Gl. 3.38a folgt unter Berücksichtigung der Gl. 3.38c die folgende Bedingung für die gesuchte Größe ω_0:

$$-\alpha \omega_0^2 = \left(n \frac{\pi}{\ell}\right)^2 - \eta \quad , \quad n \in \mathbb{N} \tag{3.40}$$

Näherung 1-ter Ordnung

Werden die Gleichungen 3.34 bis 3.36 nach ε differenziert und wird anschließend $\varepsilon = 0$ gesetzt, so folgt:

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot u_{\varepsilon xx} + \alpha \omega_0^2 \cdot u_{\varepsilon tt} + \eta \cdot u_\varepsilon = -2\alpha \omega_0 \omega_\varepsilon u_{0tt} + \delta \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \omega_0 u_{0xxt} - \tilde{f}(u_0) - \omega_0 \tilde{g}(u_0) \cdot u_{0t} \tag{3.41a}$$

$$u_\varepsilon(x, t+2\pi) = u_\varepsilon(x,t) \tag{3.41b}$$

$$u_\varepsilon(0,t) = u_\varepsilon(\pi,t) = 0 \tag{3.41c}$$

Das inhomogene Problem der Gl. 3.41 besitzt nur dann eine Lösung, wenn eine passende „Lösbarkeitsbedingung" erfüllt ist. Diese Bedingung wird wie folgt abgeleitet. Die Gl. 3.41a wird mit einer geeigneten Funktion z(x,t) multipliziert und dann nach der Variablen x (in den Grenzen von 0 bis π) und nach der Variablen t (in den Grenzen von 0 bis 2π) integriert.

Durch partielle Integration folgt:

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \int_0^{2\pi} \left(\left[u_{\varepsilon x} \cdot z - u_\varepsilon \cdot z_x \right]_{x=0}^{x=\pi} \right) dt + \alpha \omega_0^2 \int_0^{\pi} \left(\left[u_{\varepsilon t} \cdot z - u_\varepsilon \cdot z_t \right]_{t=0}^{t=2\pi} \right) dx \qquad (3.42)$$

$$+ \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi} \left(u_\varepsilon \cdot \left[\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot z_{xx} + \alpha \cdot \omega_0^2 \cdot z_{tt} + \eta \cdot z \right] \right) dx \cdot dt$$

$$= -2\alpha\omega_0\omega_\varepsilon \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi} \left(z \cdot u_{0tt} \right) dx\, dt - \delta \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \omega_0 \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi} \left(z \cdot u_{0xxt} \right) dx\, dt$$

$$- \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi} \left(z \cdot \tilde{f}(u_0) \right) dx\, dt - \omega_0 \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi} \left(z \cdot \tilde{g}(u_0) \cdot u_{0t} \right) dx \cdot dt$$

Die Glieder der linken Seite der Gl. 3.42 verschwinden unter Berücksichtigung der Gl. 3.41b und 3.41c für folgende beiden Funktionen:

$$z(x,t) = z_a = \sin nx \cos t \qquad (3.43a)$$

$$z(x,t) = z_b = \sin nx \sin t \qquad (3.43b)$$

Die rechte Seite der Gl. 3.42 liefert unter Verwendung der Gl. 3.37 und 3.43 die gesuchten Bedingungen.

$$A_n = \left\{ \frac{16}{3\Gamma_1} \left[\delta \cdot \left(\frac{\pi}{\ell} \cdot n\right)^2 - R_1 \right] \right\}^{1/2} \quad ; n \in \mathbb{N} \qquad (3.44a)$$

$$\omega_\varepsilon = \frac{1}{2\alpha\omega_0} \left\{ N_1 + \frac{9}{16} Q_1 \cdot A_n^2 \right\} \qquad (3.44b)$$

Nach Einsetzen dieser Beziehungen in die Gl. 3.41a folgt:

(3.45)

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \mu_{\varepsilon xx} - \alpha \cdot \omega_0^2 \cdot \mu_{\varepsilon tt} + \eta \cdot \mu_\varepsilon$$

$$= \left[-\left(M_1 + \tfrac{1}{4} P_1 \cdot A_m^2\right) + \left(\tfrac{1}{4}\omega_0 A_m^2 S_1\right) \sin 2t - \left(\tfrac{1}{4} \cdot P_1 \cdot A_m^2\right) \cos 2t\right]$$

$$+ \left[\left\{\left(\omega_0 A_m R_1\right) - \left(\delta \left(\tfrac{\pi}{\ell} m\right)^2 \omega_0 A_m\right) + \left(\tfrac{3}{16}\omega_0 A_m^3 T_1\right)\right\} \sin t\right.$$

$$+ \left\{\left(2\alpha\omega_0\omega_t A_m\right) + \left(N_1 \cdot A_m\right) - \left(\tfrac{9}{16} Q_1 \cdot A_m^3\right)\right\} \cos t$$

$$\left. + \left\{\left(\tfrac{3}{16}\omega_0 A_m^3 T_1\right)\right\} \sin 3t - \left\{\left(\tfrac{3}{16} Q_1 \cdot A_m^3\right)\right\} \cos 3t\right] \sin mx$$

$$+ \left[\left(\tfrac{1}{4} P_1 \cdot A_m^2\right) - \left\{\left(\tfrac{1}{4}\omega_0 A_m^2 S_1\right)\right\} \sin 2t + \left\{\left(\tfrac{1}{4} P_1 \cdot A_m^2\right)\right\} \cos 2t\right] \cos 2mx$$

$$+ \left[\left\{\left(\tfrac{3}{16} Q_1 A_m^3\right)\right\} \cos t - \left\{\left(\tfrac{1}{16}\omega_0 A_m^3 T_1\right)\right\} \sin t\right.$$

$$\left. - \left\{\left(\tfrac{1}{16}\omega_0 A_m^3 T_1\right)\right\} \sin 3t + \left\{\left(\tfrac{1}{16} Q_1 \cdot A_m^3\right)\right\} \cos 3t\right] \sin 3mx$$

Mit Berücksichtigung der Gl. 3.44a und 3.44b verschwinden die Koeffizienten der Glieder (sin nx · sin t) und (sin nx · cos t), sodaß sich die obige Gleichung weiter vereinfacht.

Die partielle Differentialgleichung 3.45 wird durch einen Reihenansatz auf ein System von gewöhnlichen Differentialgleichungen reduziert.
Mit den Abkürzungen

(3.46)

$$\sigma_1 := \frac{3}{128} \cdot \frac{\lambda_3}{\left(\frac{\pi}{\ell} m\right)^2 - \eta}$$

$$\sigma_2 := -\frac{3}{128} \cdot \frac{\lambda_4}{\left(\frac{\pi}{\ell} m\right)^2 - \eta}$$

$\sigma_3, \sigma_4 :=$ (Noch zu bestimmende Konstanten)

$$\sigma_5 := \frac{1}{128} \cdot \frac{\lambda_3}{\left(\frac{\pi}{\ell} m\right)^2}$$

$$\sigma_6 := -\frac{3}{128} \cdot \frac{\lambda_4}{\left(\frac{\pi}{\ell} m\right)^2}$$

$$\sigma_7 := \frac{1}{128} \cdot \frac{\lambda_3}{\eta}$$

$$\sigma_8 := \frac{1}{128} \cdot \frac{\lambda_4}{\eta}$$

sowie mit

$$\lambda_3 := \omega_0 T_1 \cdot A_m^3$$

$$\lambda_4 := Q_1 \cdot A_m^3$$

schreibt sich die Lösung der Gl. 3.45, 3.41b und 3.41c in der folgenden Form:

$$u_\varepsilon(x,t) = (\sigma_1 \cdot \sin 3t + \sigma_2 \cdot \cos 3t + \sigma_3 \cdot \sin t + \sigma_4 \cdot \cos t)\sin nx + (\sigma_5 \cdot \sin t + \sigma_6 \cdot \cos t + \sigma_7 \cdot \sin 3t + \sigma_8 \cdot \cos 3t)\sin 3nx \tag{3.47}$$

Ein Vergleich der Gl. 3.39 und 3.47 zeigt, daß sich das nichtlineare Systemverhalten in einer Produktion höherer Harmonischer des Signals äußert, sodaß die periodischen Signale die rein harmonische Form einbüßen und in Richtung auf Relaxationsschwingungen hin verzerrt werden.

Näherung 2-ter Ordnung

Werden die Gl. 3.34 bis 3.36 zweimal nach ε differenziert und ε anschließend gleich Null gesetzt, so folgt:

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot u_{\varepsilon\varepsilon xx} + \alpha\omega_0^2 \cdot u_{\varepsilon\varepsilon tt} + \eta \cdot u_{\varepsilon\varepsilon} = -4\alpha\omega_0\omega_\varepsilon u_{\varepsilon tt} - 2\delta\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \omega_\varepsilon \cdot u_{0xxt} - 2 \cdot \delta\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \omega_0 \cdot u_{\varepsilon xxt} - 2\tilde{f}(u_0) u_\varepsilon - 2\omega_\varepsilon \cdot \tilde{g}(u_0) \cdot u_t - 2 \cdot \omega_0 \cdot \tilde{g}(u_0) \cdot u_\varepsilon \cdot u_t - 2 \cdot \omega_0 \cdot \tilde{g}(u_0) \cdot u_{\varepsilon t} \tag{3.48a}$$

$$u_{\varepsilon\varepsilon}(x, t+2\pi) = u_{\varepsilon\varepsilon}(x,t) \tag{3.48b}$$

$$u_{\varepsilon\varepsilon}(0,t) = u_{\varepsilon\varepsilon}(\pi,t) = 0 \tag{3.48c}$$

Die Gl. 3.48 sind wiederum nur lösbar, wenn sie gewisse Verträglichkeitsbedingungen erfullen, die den gesuchten Ausdruck für $\omega_{\varepsilon\varepsilon}$ liefern. Die Verträglichkeitsbedingungen gewinnt man unter Verwendung der Gl. 3.43 in der gleichen Art, wie im Falle der Näherung erster Ordnung.

Sie lauten:

(3.49a)

$$\left(2\alpha\omega_0\omega_\varepsilon - N_1 - \tfrac{27}{64}Q_1\cdot A_M^2\right)\sigma_4$$
$$+\left(\omega_0\delta\left(\tfrac{\pi}{\ell}M\right)^2 + \tfrac{3}{8}\omega_0 T_1\cdot A_M^2 - \tfrac{9}{16}\omega_0 T_1\cdot A_M^2 - \omega_0 R_1\right)\sigma_3$$
$$-\tfrac{3}{16}Q_1\cdot A_M^2\left(3\sigma_2 - 3\sigma_6 - \sigma_8\right) + \tfrac{1}{8}\omega_0 T_1\cdot A_M^2\left(3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7\right)$$
$$+\tfrac{1}{16}\omega_0 T_1\cdot A_M^2\left(-9\sigma_1 + 3\sigma_5 + 3\sigma_7\right) + \alpha\omega_\varepsilon^2 A_M + \alpha\omega_0\omega_{\varepsilon\varepsilon}A_M = 0$$

(3.49b)

$$\left(-\delta\omega_0\left(\tfrac{\pi}{\ell}M\right)^2 + \tfrac{3}{8}\omega_0 T_1\cdot A_M^2 + \tfrac{3}{16}\omega_0 T_1\cdot A_M^2 + \omega_0 R_1\right)\sigma_4$$
$$+\left(2\alpha\omega_0\omega_{\varepsilon\varepsilon} - N_1 - \tfrac{9}{16}Q_1 A_M^2\right)\sigma_3$$
$$+\tfrac{1}{8}\omega_0\cdot T_1\cdot A_M^2\left(-3\sigma_2 - \sigma_6 + \sigma_8\right) + \tfrac{1}{16}\omega_0 T_1\cdot A_M^2\left(9\sigma_2 - \sigma_6 - 3\sigma_8\right)$$
$$-\tfrac{3}{16}Q_1\cdot A_M^2\left(3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7\right) - \delta\left(\tfrac{\pi M}{\ell}\right)^2\omega_\varepsilon\cdot A_M + \omega_\varepsilon R_1\cdot A_M + \tfrac{3}{16}\omega_\varepsilon T_1\cdot A_M^3 = 0$$

Diese Gleichungen lassen sich unter Verwendung der Gl. 3.44 auf das folgende lineare Gleichungssystem für die gesuchten Größen $\omega_{\varepsilon\varepsilon}$ und σ_4 vereinfachen.

(3.50)

$$\begin{pmatrix} -\alpha\omega_0 & , & \tfrac{9}{8}Q_1\cdot A_M \\ 0 & , & -\tfrac{3}{8}\omega_0 T_1\cdot A_M \end{pmatrix}\cdot\begin{pmatrix}\omega_{\varepsilon\varepsilon}\\ \sigma_4\end{pmatrix} =$$
$$= \begin{pmatrix} -\tfrac{3}{16}Q_1\cdot A_M\left(3\sigma_2 - 3\sigma_6 - \sigma_8\right) - \tfrac{1}{16}\omega_0 T_1\cdot A_M\left(3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7\right) + \alpha\omega_\varepsilon^2 \\ -\tfrac{3}{16}Q_1\cdot A_M\left(3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7\right) + \tfrac{1}{16}\omega_0 T_1\cdot A_M\left(3\sigma_2 - 3\sigma_6 - \sigma_8\right) \end{pmatrix}$$

Unter der Voraussetzung $\alpha\omega_0^2 T_1\cdot A_M \neq 0$ berechnen sich die unbekannten Größen $\omega_{\varepsilon\varepsilon}$ und σ_4 zu:

(3.51a)

$$\omega_{\varepsilon\varepsilon} = \tfrac{1}{16}\frac{A_M T_1}{\alpha}\left[9\left(\frac{Q_1}{\omega_0 T_1}\right)^2 + 1\right]\cdot\left(3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7\right) - \frac{\omega_\varepsilon^2}{\omega_0}$$ (3.51b)

$$\sigma_4 = -\tfrac{1}{6}\left(3\sigma_2 - 3\sigma_6 - \sigma_8\right) + \tfrac{1}{2}\frac{Q_1}{\omega_0 T_1}\left(3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7\right)$$

Mit Verwendung der Gl. 3.37a, 3.40 und 3.44 folgt für die gesuchte Größe ω folgende Aussage:

Theorem 3: In zweiter störungstheoretischer Näherung berechnet sich die Kreisfrequenz der Ausgangsimpulsfolgen der Nervenzelle in Abhängigkeit von den Koeffizienten der Funktionen $\tilde{f}(u)$ und $\tilde{g}(u)$ zu:

$$\omega = \omega_0 + \varepsilon \cdot \left\{ \frac{1}{2\alpha\omega_0} \cdot \left[N_1 + \frac{9}{16} Q_1 A_m^2 \right] \right\} \tag{3.52}$$

$$+ \frac{1}{32} \varepsilon^2 \left\{ \frac{A_m T_1}{\alpha} \cdot \left[9 \left(\frac{Q_1}{\omega_0 T_1} \right)^2 + 1 \right] \cdot \left[3\sigma_1 - \sigma_5 - \sigma_7 \right] \right.$$

$$\left. - \frac{4}{\alpha^2 \cdot \omega_0^3} \left[N_1 + \frac{9}{16} \cdot Q_1 \cdot A_m^2 \right]^2 \right\}$$

Die Koeffizienten der Funktionen $\tilde{f}(u)$ und $\tilde{g}(u)$ sind über die Gl. 3.27c und 3.28 mit der Größe I_0 verknüpft.
Das zu I_0 gehörige PSP (u_{PSP}) berechnet sich (nach Anhang A.6) als Lösung der folgenden kubischen Gleichung:

$$Q_{10} \cdot u_{PSP}^3 + P_{10} u_{PSP}^2 + (N_{10} + \tau' K') u_{PSP} \tag{3.53}$$

$$+ (M_{10} + U_L \cdot K' \cdot \tau' + \tau' \alpha \times I_0) = 0$$

Die Kreisfrequenz der Impulsfolgen ω_{Puls} hängt somit über die Gl. 3.52, 3.27c, 3.27d und 3.53 von der Steuergröße u_{PSP} ab, was einer Steuerung der Impulsfolgefrequenz durch das PSP gleichkommt.

Um die gesuchte Relation zwischen dem PSP und der Größe ω quantitativ zu fixieren, werden zunächst einige Hilfsgrößen aus den Daten der Gl. 2.2 quantitativ berechnet.
Wenn u_{PSP} die Spannung des PSP und z_1^2 den durch die Gl. 3.23 definierten Formfaktor darstellen, so gilt:

(3.54)

$$\alpha = -1{,}67 \cdot 10^{-8} \cdot \left[\frac{s^2}{d \cdot mm} \right]$$

$$\eta = 8 \cdot 10^{-2} \cdot \left[\frac{1}{d \cdot mm} \right]$$

$$\delta = 8{,}1 \cdot 10^{-4} \cdot [s]$$

$$\left(\frac{A_m}{mV}\right)^2 = 7{,}15\cdot10^5\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]\cdot[mm]$$

$$\left(\frac{\omega_0}{1/s}\right)^2 = 6\cdot10^9\cdot\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\cdot\frac{1}{mm}\right]\cdot[mm]$$

$$\left(\frac{\omega_\varepsilon}{1/s}\right) = -0{,}73\cdot10^3\left[z_1^2+\begin{pmatrix}0{,}79\\0{,}51\\0{,}41\end{pmatrix}\cdot\frac{1}{mm}\right]\cdot\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{-1/2}\cdot[mm^{1/2}]$$

$$\lambda_3 = 2{,}82\cdot10^6\cdot\frac{1}{d}\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{1/2}\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]\cdot[mV\cdot mm]$$

$$\lambda_4 = 2{,}82\cdot10^4\cdot\frac{1}{d}\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\cdot[mV\cdot mm^{1/2}]$$

$$\sigma_1 = 6{,}6\cdot10^3\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\cdot\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{1/2}\cdot[mV\cdot mm]$$

$$\sigma_2 = -6{,}6\cdot10^1\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\cdot\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{-1}\cdot[mV\cdot mm^{1/2}]$$

$$\sigma_5 = 2{,}2\cdot10^3\cdot\frac{1}{z_1^2}\cdot\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{1/2}\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{1/2}\cdot[mV\cdot mm^2]$$

$$\sigma_6 = -6{,}6\cdot10^1\cdot\frac{1}{z_1^2}\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\cdot[mV\cdot mm^{3/2}]$$

$$\sigma_7 = 2{,}75\cdot10^5\left[z_1^2-8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{1/2}\cdot\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\cdot\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\cdot[mV\cdot mm^2]$$

$$\sigma_8 = -2{,}75\cdot10^3\left[z_1^2-\begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}4\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\cdot[mV\cdot mm^{3/2}]$$

Die „Vektornotation" in den obigen Gleichungen ist wie folgt zu interpretieren: Die linken Seiten der obigen Gleichungen werden für jeweils drei verschiedene überschwellige Werte von u_{PSP} berechnet.
Die erste Komponente des „Vektors" entspricht dem Wert

$$u_{PSPI}=(u_I-u_{II})+2\ mV,$$

die zweite Komponente entspricht dem Wert

$$u_{PSPII}=(u_I-u_{II})+12\ mV,$$

die dritte Komponente entspricht dem Wert

$$u_{PSPIII}=(u_I-u_{II})+22\ mV.$$

Die zu diesen Spannungswerten gehörenden Werte der Koeffizienten der nichtlinearen Charakteristiken sind der folgenden Tabelle zu entnehmen.

	$U_{PSP\,I}$	$U_{PSP\,II}$	$U_{PSP\,III}$
M_{10}	$-0{,}47\ \frac{mV}{d\,mm}$	$5\cdot10^{-3}\ \frac{mV}{d\,mm}$	σ
N_{10}	$14{,}8\ \frac{1}{d\,mm}$	$9{,}6\ \frac{1}{d\,mm}$	$7{,}8\ \frac{1}{d\,mm}$
P_{10}	$-3{,}1\cdot10^{-3}\ \frac{1}{d\,mm\,mV}$	$-1{,}55\cdot10^{-3}\ \frac{1}{d\,mm\,mV}$	σ
Q_{10}	$4{,}6\cdot10^{-5}\ \frac{1}{d\,mm\,(mV)^2}$	$4{,}6\cdot10^{-5}\ \frac{1}{d\,mm\,(mV)^2}$	$4{,}6\cdot10^{-5}\ \frac{1}{d\,mm\,(mV)^2}$
R_{10}	$2{,}1\cdot10^{-5}\ \frac{s}{d\,mm}$	$4{,}38\cdot10^{-5}\ \frac{s}{d\,mm}$	$5{,}15\cdot10^{-5}\ \frac{s}{d\,mm}$
S_{10}	$-2{,}72\cdot10^{-6}\ \frac{s}{d\,mm\,mV}$	$-1{,}36\cdot10^{-6}\ \frac{s}{d\,mm\,mV}$	σ
T_{10}	$6{,}05\cdot10^{-8}\ \frac{s}{d\,mm\,(mV)^2}$	$6{,}05\cdot10^{-8}\ \frac{s}{d\,mm\,(mV)^2}$	$6{,}05\cdot10^{-8}\ \frac{s}{d\,mm\,(mV)^2}$

Setzt man die Daten der Gl. 3.54 in die Gl. 3.52 ein, so folgt:

$$\left(\frac{\omega}{1/s}\right) = \left[\left\{7{,}7\cdot10^{4}\cdot z_1^2\left[z_1^2 - 8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^2 - \varepsilon\cdot7{,}3\cdot10^{2}\cdot z_1^2\left[z_1^2 - 8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]\cdot\right.\right. \tag{3.55}$$

$$\cdot\left[z_1^2 + \begin{pmatrix}0{,}79\\0{,}51\\0{,}41\end{pmatrix}\frac{1}{mm}\right] - \varepsilon^2\cdot4{,}05\cdot10^{2}\left[z_1^2 + 1\,\frac{1}{mm}\right]\cdot\left[z_1^2 - \begin{pmatrix}2{,}6\\5{,}1\\6{,}4\end{pmatrix}\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]\cdot$$

$$\left.\left.\cdot\left[z_1^2 - 13{,}8\cdot\left(z_1^2 - 8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right)\cdot\left(z_1^2 + 8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right)\right]\right\}\cdot\left\{z_1^2\left[z_1^2 - 8\cdot10^{-3}\frac{1}{mm}\right]^{3/2}\right\}^{-1}\cdot[mm^2]\right]$$

oder unter Verwendung der obigen numerischen Daten und mit der speziellen Wahl der Größe $z_1^2 = 2\cdot10^{-2}$

$$\omega\begin{pmatrix}U_{PSP\,I}\\U_{PSP\,II}\\U_{PSP\,III}\end{pmatrix} = \begin{pmatrix}1{,}82\\2{,}40\\2{,}60\end{pmatrix}\cdot10^{+3}\cdot\left[\frac{1}{s}\right] \tag{3.56}$$

bzw. mit $\omega = 2\pi f$

$$f\begin{pmatrix}U_{PSP\,I}\\U_{PSP\,II}\\U_{PSP\,III}\end{pmatrix} = \begin{pmatrix}290\\380\\415\end{pmatrix}[Hz]$$

Dieser Zusammenhang zwischen den Größen u_{PSP} und f ist in Abb. 18 grafisch aufgetragen.

Die gleichen Überlegungen, die bei der Lösung der Gl. 3.34 unter den Nebenbedingungen der Gleichungen 3.35 und 3.36 angestellt wurden,

werden bei der Lösung der Gl. 3.34 unter den folgenden Nebenbedingungen angewandt:

$$u(x,t+2\pi) = u(x,t) \tag{3.35*}$$

$$u\left(x+\frac{2\pi}{n^*},t\right) = u(x,t) \tag{3.36*}$$

Dies führt unter Verwendung des Ansatzes

$$u_0(x,t) = A_n^* \cdot (\sin n^* x \cdot \cos t - \cos n^* x \cdot \sin t) \tag{3.39*}$$

beim Näherungsproblem nullter Ordnung auf folgende Bedingung:

$$-\alpha \omega_0^{*2} = \left(n^* \frac{\pi}{\ell}\right)^2 - \eta \quad , \quad (n^* \in \mathbb{N}^1) \tag{3.40*}$$

Analog liefert das Näherungsproblem erster Ordnung die Bedingungen

$$A_n^* = \left\{ \frac{4}{\Gamma_1} \left[\delta \left(n^* \frac{\pi}{\ell}\right)^2 - R_1 \right] \right\}^{1/2} \tag{3.44*a}$$

$$\omega_\varepsilon = \frac{1}{2\alpha\omega_0^*} \left\{ N_1 + \frac{3}{4} Q_1 A_n^{*2} \right\} \tag{3.44*b}$$

Unter Verwendung der Gl. 3.27 schreibt sich die Differentialgleichung 3.34 in folgender Form:

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot u_{\varepsilon xx} - \alpha \omega_0^{*2} \cdot u_{\varepsilon tt} + \eta \cdot u_\varepsilon = -\left[M_1 + \tfrac{1}{4} P_1 A_n^{*2}\right] \tag{3.45*}$$

$$+ \left[\left(\tfrac{1}{2} P_1 A_n^{*2}\right) \cdot \sin 2t + \left(\tfrac{1}{2} \omega_0^* S_1 \cdot A_n^{*2}\right) \cos 2t\right] \cdot \sin 2nx$$

$$+ \left[\left(\tfrac{1}{2} P_1 A_n^{*2}\right) \cdot \cos 2t - \left(\tfrac{1}{2} \omega_0^* S_1 \cdot A_n^{*2}\right) \sin 2t\right] \cdot \cos 2nx$$

$$+ \left[\left(\tfrac{1}{4} Q_1 A_n^{*3}\right) \cos 3t - \left(\tfrac{1}{4} \omega_0^* T_1 \cdot A_n^{*3}\right) \sin 3t\right] \cdot \sin 3nx$$

$$+ \left[\left(-\tfrac{1}{4} Q_1 A_n^{*3}\right) \sin 3t - \left(\tfrac{1}{4} \omega_0^* T_1 \cdot A_n^{*3}\right) \cos 3t\right] \cdot \cos 3nx$$

Die Gl. 3.45* besitzt unter den Nebenbedingungen 3.35* und 3.36* folgende Lösung:

(3.47*)

$$u_\varepsilon(x,t) = \sigma_0^* + [\sigma_1^* \cdot \sin 2t + \sigma_2^* \cdot \cos 2t] \cdot \cos 2\pi x$$
$$+ [\sigma_2^* \cdot \sin 2t - \sigma_1^* \cos 2t] \cdot \sin 2\pi x$$
$$+ [\sigma_3^* \sin 3t + \sigma_4^* \cos 3t] \cdot \cos 3\pi x$$
$$+ [\sigma_4^* \sin 3t - \sigma_3^* \cos 3t] \cdot \sin 3\pi x$$
$$+ \sigma_5^* [\sin \pi x \cdot \cos t - \cos \pi x \sin t]$$

wobei gilt

(3.46*)

$$\sigma_0^* = \frac{\lambda_0^* + \lambda_1^*}{\eta}$$

$$\sigma_1^* = \frac{\lambda_2^*}{6\eta}$$

$$\sigma_2^* = \frac{\lambda_1^*}{6\eta}$$

$$\sigma_3^* = \frac{\lambda_3^*}{32\eta}$$

$$\sigma_4^* = \frac{\lambda_4}{32\eta}$$

σ_5^* = eine noch zu bestimmende Konstante

mit

$$\lambda_0^* = 4 M_1$$

$$\lambda_1^* = P_1 \cdot A_u^{*2}$$

$$\lambda_2^* = \omega_0^* \cdot S_1 \cdot A_u^{*2}$$

$$\lambda_3^* = Q_1 \cdot A_u^{*3}$$

$$\lambda_4^* = \omega_0^* \cdot T_1 \cdot A_u^{*3}$$

Die unbekannten Größen $\omega_{\varepsilon\varepsilon}^*$ und σ_5^* berechnen sich aus folgendem linearen Gleichungssystem:

(3.50*)

$$\begin{pmatrix} -2\alpha\omega_0^* & , & 3Q_1A_m^* \\ 0 & , & \omega_0^* T_1 A_m^* \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \omega_{\varepsilon\varepsilon}^* \\ \sigma_5^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2P_1(\sigma_2^* - 2\sigma_0^*) - \frac{3}{2} Q_1 A_m^* \sigma_3^* + \omega_0 S_1 \sigma_1^* + \frac{1}{2}\omega_0^* T_1 A_m^* \sigma_4 + 2\alpha\omega_\varepsilon^{*3} \\ -2P_1\sigma_1^* - \frac{3}{2} Q_1 A_m^* \sigma_4^* + \omega_0^* S_1(\sigma_2^* - 2\sigma_0^*) - \frac{1}{2}\omega_0^* T_1 A_m^* \sigma_3^* \end{pmatrix}$$

Daraus folgt

$$\omega_{\varepsilon\varepsilon}^* = -\frac{1}{2\alpha}\left\{ \frac{P_1 Q_1 S_1 A_m^{*2}}{\eta\,\omega_0^* T_1} - \frac{\omega_0^* S_1^2 A_m^{*2}}{6\eta} - \frac{\omega_0^* T_1^2 A_m^{*4}}{64\eta} - \frac{9 Q_1^2 A_m^{*4}}{64\eta\,\omega_0^*} + 2\alpha\frac{\omega_\varepsilon^{*2}}{\omega_0^*} \right\} \quad (3.51^*)$$

sowie mit $z_1^2 = \left(\frac{n^*}{e}\right)^2 \cdot d$

(3.55*)

$$\begin{aligned} \left(\omega_m^*\right)_{1/s} = \Bigg[\Bigg\{ & 7{,}7 \cdot 10^3 \cdot \left[z_1^{*2} - 8\cdot 10^{-3} \frac{1}{mm} \right]^2 \\ & - \varepsilon \cdot 7{,}23 \cdot 10^3 \left[z_1^{*2} - 8\cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right] \cdot \left[z_1^{*2} + \begin{pmatrix} 0{,}79 \\ 0{,}51 \\ 0{,}141 \end{pmatrix} \frac{1}{mm} \right] \\ & - \frac{1}{2}\varepsilon^2 \Bigg(\left[\left(\begin{pmatrix} 1{,}67 \\ 0{,}42 \\ 0{,}00 \end{pmatrix} \cdot 10^4 + 4{,}9\cdot 10^4 + \begin{pmatrix} 22{,}5 \\ 5{,}7 \\ 0{,}0 \end{pmatrix} \cdot 10^4 \cdot \left[z_1^{*2} - 8\cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right] \right. \right. \\ & + 5{,}5\cdot 10^5 \left[z_1^{*2} - \begin{pmatrix} 2{,}6 \\ 5{,}4 \\ 6{,}4 \end{pmatrix} \cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right] \left[z_1^{*2} - 8\cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right] \Bigg] \cdot \left[z_1^{*2} - \begin{pmatrix} 3{,}6 \\ 5{,}4 \\ 6{,}4 \end{pmatrix} \cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right] \\ & \left. \cdot \left[z_1^{*2} - 8\cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right] - 6{,}75\cdot 10^3 \left[z_1^{*2} + \begin{pmatrix} 7{,}9 \\ 5{,}1 \\ 4{,}1 \end{pmatrix} \frac{1}{mm} \right]^2 \right) \Bigg\} \cdot \left\{ z_1^{*2} - 8\cdot 10^{-3}\frac{1}{mm} \right\}^{-3/2} \cdot \left[mm^3 \right] \end{aligned}$$

Die obigen Überlegungen zeigen, daß die Frequenz der Ausgangsimpulse durch den Mittelwert des PSP (u_{PSP}) gesteuert werden kann. Darüber hinaus liefern die theoretischen Untersuchungen und deren numerische Auswertung in Form der Abb. 18a eine Abhängigkeit zwischen dem Pegel des PSP und der Impulsfolgefrequenz die nicht nur in ihrer Tendenz mit der an Nervenzellen gemessenen Relation zwischen diesen beiden Größen übereinstimmt (eine Erhöhung des PSP in der Umgebung der Schwellspannung liefert ein Anwachsen der Pulsfrequenz), sondern die nach F. Dodge [31] auch quantitativ einschlägigen an Nervenzellen gemessenen Kurven sehr nahe kommt. Das Abnehmen der Frequenz im Bereich extrem hoher PSP, in Abb. 18a strichpunktiert gezeichnet, wurde nach E.R.Caianiello [32] ebenfalls experimentell nachgewiesen, und zwar

unter sehr extremen Versuchsbedingungen, denen ein Nerv in seiner natürlichen Umgebung und Funktion nicht ausgesetzt ist.
Es ist jedoch zu beachten, daß diese Übereinstimmung zwischen den theoretischen und experimentellen Ergebnissen nur gewährleistet ist für Nerven mit ganz speziellen geometrischen Eigenschaften ($z_1^2 \approx 2 \cdot 10^{-2}$) und speziellen Randbedingungen. Es wäre interessant, den Einfluß dieser beiden Faktoren auf das Systemverhalten experimentell zu überprüfen.

Wenn auch wegen der damit verbundenen mathematischen Schwierigkeit keine Konvergenzabschätzung der Störungsreihe in der obigen Störungsrechnung versucht wurde, so läßt die gute Übereinstimmung der gewonnenen Ergebnisse mit dem Experiment erwarten, daß Konvergenz vorliegt.

Die Summe der obigen Ergebnisse liefert die Rechtfertigung dafür, die Informationsverarbeitung in einer Nervenzelle - sofern diese Zelle die Oszillationskriterien 3.20a und 3.20b erfüllt - als Stabilitätsproblem zu formulieren und zu diskutieren.

Mit Hilfe eines elektronischen Analogrechners (AEG / Telefunken 463/2) wurden weitere Ergebnisse am Nervenmodell der Gl. 2.7 gewonnen. Der Koppelplan der Analogsimulation ist der Abb. A.4 zu entnehmen (siehe Anhang A.7). Der Interpretation der Simulationsergebnisse wird eine kurze Diskussion des Zeitverhaltens der Ausgangsimpulsfolgen eines Neurons vorangestellt.

Die impulsförmigen Signale, die am Axon gemessen wurden, lassen sich in folgende drei Klassen einordnen:

Die erste Klasse umfaßt Impulse, die zeitlich völlig regellos aufeinanderfolgen, d.h. die weder äquidistant sind noch irgend eine Form von Periodizität erkennen lassen (Foto 9).
In die zweite Klasse werden impulsförmige Signale eingeordnet, die zwar auch nicht zeitlich äquidistant aufeinanderfolgen, die aber Periodizitätseigenschaften aufweisen (Foto 8, untere Kurve). Zu dieser Klasse gehoren insbesondere auch die rhythmischen Entladungen in Nerven (bursts).

Die dritte Klasse der Impulsfolgen ist dadurch charakterisiert, daß die Impulse zeitlich äquidistant aufeinanderfolgen und einen streng periodischen Verlauf aufweisen (Foto 3 und 5). Alle drei Signaltypen lassen sich unter Verwendung der Stabilitätstheorie erklären.

Die Simulationsergebnisse sind in den Kurven der Abb. 18b, 19 und 20 zusammengefaßt. Sie zeigen (Abb. 19), daß das System, wie theoretisch nachgewiesen wurde, in der Lage ist, als Reaktion auf eine konstante Erregung oszillatorisch instabil zu werden und periodische Impulsfolgen zu erzeugen. Darüberhinaus lassen diese Kurven anschaulich erkennen, daß die Grundfrequenz dieser Impulsfolgen durch den Pegel der konstanten Erregung (u_{PSP}) steuerbar ist. Die hieraus gewonnene Relation zwischen den Größen u_{PSP} und f ist in Abb. 18b grafisch dargestellt. Wie ein Vergleich der Abb. 19 mit den Fotos 5, 6, 7 und 10 zeigt, liefern die Simulationsversuche Ergebnisse, die sehr gut mit an physiologischen Nerven gewonnenen vergleichbaren Ergebnissen übereinstimmen. In Foto 5 wird die Frequenz einer Nervenzelle durch einen konstanten Reizstrom variabler Amplitude gesteuert [P5] . In den Fotos 6 und 7 ist festgehalten, wie Nervenzellen im visuellen System von Insekten durch eine sprunghafte Änderung der in das Auge einfallenden Lichtintensität die Frequenz ihrer Ausgangsimpulse verändern [P6, P7] . Diese Frequenzsteuerung neuronaler Impulsfolgen ist ohne die Zuhilfenahme zusätzlicher exotischer Nervennetzverschaltungen nur durch Stabilitätsbetrachtungen befriedigend erklärbar. Interessanterweise sind die Stabilitätsbetrachtungen auch in der Lage, die Entstehung rhythmischer Entladungen - Signale der Klasse 2 - zu erklären. Zu diesem Zweck wird angenommen, daß dem konstanten PSP eine niederfrequente Spektralkomponente überlagert wird.(Die Möglichkeit der Erzeugung derartiger niederfrequenter Potentialschwankungen des rückgekoppelten Neurons läßt sich bereits am linearisierten Modell sehr leicht nachweisen.)
Je nach Amplitudenverhältnis der modulierenden harmonischen Spannung (u_M) und der konstanten Spannung (u_{PSP}) lassen sich Impulsfolgen erzeugen, die in Abb. 20 dargestellt sind. Die Abb. 20a stellt den Verlauf der modulierenden Spannung u_M dar. Insbesondere zeigt der Kurvenverlauf der Abb. 20c das gleiche Zeitverhalten wie das Oszillogramm des Fotos 4 [P4] . Obwohl dort das erregende den Impulsen unterlagerte kontinuierliche Signal keinerlei hochfrequente Spektralkomponenten besitzt, erzeugt es (nach Überschreiten einer Potentialschwelle) ein Impulspaar,

was z.B. aus den Betrachtungen des fremderregten Systems in Kapitel 4 nicht erklärbar ist. Diese Erscheinung wie auch das Auftreten rhythmischer Entladungen in den Kurven der Abb. 20b, 20c, 20d, 20e und 20g sind nur auf der Basis der Stabilitätsbetrachtungen befriedigend erklärbar. Das gleiche gilt für Entladungsformen vom Typ des Fotos 8 (untere Kurve), die ihr Analogon in der Abb. 20c besitzen.

Die Stabilitätstheorie liefert eine Erklärung und eine Beschreibungsmöglichkeit für eine Reihe von Phänomenen, die bisher auf keine andere Weise befriedigend interpretiert werden konnten. Darüberhinaus liefert sie noch eine Antwort auf die Frage, wie das Nervensystem in der Lage ist, die ungeheure Fülle von Information, die von der Umwelt her in es eindringt, auf ein verwertbares Maß zu reduzieren. Bei der Formulierung der Informationsverarbeitung in der Nervenzelle als Stabilitätsproblem übertragen nur die niederfrequenten Spektralanteile des PSP die Information, während die in den Spektralkomponenten hoher und mittlerer Frequenz des PSP verborgene Information weitgehend ignoriert wird.

4. Informationsverarbeitung in der fremderregten Nervenzelle

Solange die Amplitude des PSP die Schwellspannung des Systems ohne Unterbrechung für eine Zeitdauer übersteigt, die groß ist im Vergleich zur Dauer eines einzelnen Impulses, erweist es sich gemäß den Überlegungen des Kapitels 3 als nutzlich, die Informationsverarbeitung in der Nervenzelle als Stabilitätsproblem zu formulieren und die Nervenzelle als astabiles System zu betrachten. Ist diese Voraussetzung nicht mehr erfüllt, d.h. überschreitet das PSP die Schwellspannung des Systems nur für sehr kurze Zeitabschnitte (im Vergleich zur Dauer eines Impulses), so läßt sich das Stabilitätsproblem nicht mehr sinnvoll formulieren.
Jedesmal, wenn das PSP die Schwellspannung überschreitet (außer während der Refraktärzeit eines vorangehenden Impulses), wird ein Impuls erzeugt. Das System arbeitet unter dieser Voraussetzung im monostabilen Zustand. Dies bedeutet, daß nun die hochfrequenten Komponenten des PSP ($\omega_{PSP} \approx \omega_{Puls}$) die Pulsfrequenz nicht nur bestimmen, sondern daß die Grundfrequenz der Impulsfolgen eine der dominanten Spektralkomponenten des PSP sein muß (Fußn. 9). Die auf der Basis dieser Voraussetzungen gemachten Überlegungen werden unter der Überschrift „Fremderregtes System" behandelt. („fremderregt", da die Grundfrequenz der Reaktion des Systems als Spektrallinie im Signal der äußeren Erregung enthalten sein muß).
Um periodische Impulsfolgen in der Art des Fotos 3 auf dieser Grundlage theoretisch diskutieren zu können, wird das Systemverhalten in Kapitel 4 als Reaktion auf eine rein harmonische äußere Erregung untersucht.

Das interessierende fremderregte System wird durch die Gleichung 3.34 sowie durch die folgenden Anfangs- und Randbedingungen erfüllt:

$$u(x,t+2\pi) = u(x,t) \tag{4.1}$$

$$u(0,t) = 0 \quad , \quad u(\pi,t) = A\cos t \tag{4.2}$$

Die Gl. 3.34 und 4.2 bringen zum Ausdruck, daß die Nervenzelle an einem Rand durch das PSP periodisch mit der Amplitude A und der Kreisfrequenz ω erregt wird. Diese Form der lokalen periodischen Erregung stellt zwar einen sehr speziellen Fall einer räumlichen Erregung dar,

liefert aber prinzipiell all jene charakteristischen Systemeigenschaften, die hier von Interesse sind. Später wird das Systemverhalten im Falle einer allgemeineren räumlichen Erregung diskutiert.

Von der Problemstellung her erscheint es naheliegend, die Größen ω und A als unabhängige Variable fest vorzugeben und damit die unbekannte Größe $u(x,t,\omega,\varepsilon,A)$ direkt zu berechnen.
Dieser Lösungsweg erweist sich jedoch als ungangbar, da die gesuchte Größe u, die unter Verwendung einer Störungsrechnung in Form einer Taylorreihe dargestellt wird, an den Resonanzstellen des Systems im Punkte ε gleich Null nicht regulär in ε ist.

Aus diesem Grunde wird das Problem wie folgt umformuliert. Nach Einführen eines weiteren Parameters E werden u und ω als Funktionen von E, A und ε dargestellt. Unter diesen Voraussetzungen lassen sich die Funktionen u und ω - mit Ausnahme des Punktes ω ($\omega_o = 0$) - als reguläre Funktionen in ε darstellen.
Der Parameter E wird durch die Gl. A.8.8 des Anhangs A.8 eingeführt und stellt physikalisch die in einem bestimmten Augenblick im System gespeicherte elektromagnetische Energie dar.
Die Größen $u(x,t,\varepsilon,A)$ und $\omega(E,\varepsilon,A)$ werden durch ihre Taylorentwicklungen nach Potenzen von ε im Punkte $\varepsilon = 0$ dargestellt.

$$u(x,t,\varepsilon,A) = u_o(x,t,A) + \varepsilon \cdot u_\varepsilon(x,t,A) + \quad (4.3a)$$

$$\omega(E,A,\varepsilon) = \omega_o(E,A) + \varepsilon\,\omega_\varepsilon(E,A) + \cdots \quad (4.3b)$$

Näherung 0-ter Ordnung

Werden in den Gl. 3.30 und A.8.8 ε und I_o gleich Null gesetzt, so gilt:

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 u_{oxx} + \alpha\,\omega_o^2 \cdot u_{ott} + \eta\, u_o = 0 \quad , \quad (0 < x < \pi) \quad (4.4)$$

$$E\Big|_{\substack{t=\pi/2\\ \varepsilon=0}} =: E_o = \frac{1}{2}\int_0^{\pi} \left\{ C u_o^2 + \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^4 \cdot \frac{L}{T^2} \cdot u_{xx}^2 \right. \quad (4.5)$$
$$\left. - 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{LC\,\omega_o}{\pi} \cdot u_{oxx} \cdot u_{ot} + LC^2 \cdot \omega_o^2 \cdot u_{ot}^2 \right\}\Big|_{t=\frac{\pi}{2}} dx$$

Die Lösung der Gl. 4.1, 4.2 und 4.4 lautet

$$u_0(t) = \frac{A}{\sin \varkappa \pi} \cdot \sin \varkappa x \cdot \cos t \qquad (\varkappa \in \mathbb{R}^1) \tag{4.6}$$

, wobei die Variable $\varkappa$ folgende Bedingungen zu erfüllen hat:

$$-\alpha \omega_0^2 = z_2^2 - \eta \tag{4.7}$$

$$z_2^2 \geq \eta \quad , \quad z_2 := (\varkappa \frac{\pi}{\ell})$$

Mit

$$u_0(t = \pi/2) = 0 \tag{4.8}$$

$$u_{0x}(t = \pi/2) = 0$$

$$u_{0t}(t = \pi/2) = \frac{A}{\sin \varkappa \pi} \cdot \sin \varkappa x$$

folgt

$$E_0 = \frac{\pi}{4} \frac{LC^2A^2\omega_0^2}{\sin^2 \varkappa \pi} \left[1 - \frac{\sin 2\varkappa \pi}{2\varkappa \pi}\right] \tag{4.9}$$

$$E_0 = -\frac{\pi L C^2 A^2}{4\alpha \ell^2 \sin^2 \varkappa \pi} \left[(\varkappa \pi)^2 - \ell^2 \eta\right] \cdot \left[1 - \frac{\sin 2\varkappa \pi}{2\varkappa \pi}\right] \tag{4.10}$$

Die Funktion $E_0(\omega)$ besitzt nur eine physikalisch sinnvolle Nullstelle bei $\omega_0 = 0$ und Polstellen bei $\varkappa = n$, d.h. bei

$$\omega_{0n} = \left(\frac{1}{-\alpha}\left[\left(\frac{n\pi}{\ell}\right)^2 - \eta\right]\right)^{1/2} \quad , \quad n \in \mathbb{N}$$

Die Polstellen von $E_0(\omega)$ bzw. $E_0(\varkappa)$ werden Resonanzstellen des Systems genannt.

Näherung 1-ter Ordnung

Differenziert man die Gl. 3.30, 4.1, 4.2 und A.8.8 nach ε und setzt $\varepsilon = 0$, so folgt bei verschwindendem I_0 mit Gl. A.8.9:

$$\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot u_{\varepsilon xx} + \alpha \omega_0^2 u_{\varepsilon tt} + \eta u \tag{4.11}$$

$$= -2\alpha \omega_0 \omega_\varepsilon u_{0tt} - \delta\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \omega_0 \cdot u_{0xxt} - f(u_0) - \omega_0 g(u_0) \cdot u_{0t}$$

$$u_\varepsilon(x,t+2\pi) = u_\varepsilon(x,t) \tag{4.12}$$

$$u_\varepsilon(0,t) = 0 \;,\; u_\varepsilon(\pi,t) = 0 \tag{4.13}$$

$$\int_0^\pi \Big\{ 2\omega_0^2 LC^2 u_{0t}\cdot u_{\varepsilon t} + 2LC^2\omega_0\omega_\varepsilon u_{0t}^2 - 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2 \frac{LC\omega_0}{\tau} u_{0x}u_{0t} + LN^2(u_0-U_I) + 2\omega_0 LCN(u_0-U_I)\cdot u_{0t} \Big\}\Big|_{t=\frac{\pi}{2}} dx = 0 \tag{4.14}$$

Da die homogene Form der Gl. 4.11 für endliche Werte von E_0 keine Losung besitzt, die die Randbedingung 4.13 erfüllt, hat die inhomogene Gl. 4.11 unter den Nebenbedingungen 4.12 und 4.13 genau eine Lösung.
Unter Verwendung der Gl. 3.27 und 4.6 erhält die Gl. 4.11 die folgende Gestalt

$$\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2 \cdot u_{\varepsilon xx} + \alpha u_0^2 \cdot u_{\varepsilon tt} + \eta \cdot u_\varepsilon = \psi(x,t) \tag{4.15}$$

mit

$$\psi(x,t) := \hat{\xi}_1 + \hat{\xi}_2 \cos 2\varkappa x + \hat{\xi}_3 \sin 2\varkappa x + \hat{\xi}_4 \sin 3\varkappa x \tag{4.16}$$

$$\hat{\xi}_1 := \hat{\eta}_9 + \hat{\eta}_{10}\cdot \sin 2t + \hat{\eta}_{11}\cdot \cos 2t$$

$$\hat{\xi}_2 := \hat{\eta}_{12} + \hat{\eta}_{13} \sin 2t + \hat{\eta}_{14} \cos 2t$$

$$\hat{\xi}_3 := \hat{\eta}_1 \sin t + \hat{\eta}_2 \cos t + \hat{\eta}_3 \sin 3t + \hat{\eta}_4 \cos 3t$$

$$\hat{\xi}_4 := \hat{\eta}_5 \sin t + \hat{\eta}_6 \cos t + \hat{\eta}_7 \sin 3t + \hat{\eta}_8 \cos 3t$$

, wobei die Konstanten $\hat{\eta}_1, \hat{\eta}_2, \hat{\eta}_3, \hat{\eta}_4, \hat{\eta}_5, \hat{\eta}_6, \hat{\eta}_7, \hat{\eta}_8, \hat{\eta}_9, \hat{\eta}_{10}, \hat{\eta}_{11}, \hat{\eta}_{12}, \hat{\eta}_{13}, \hat{\eta}_{14}$ im Anhang A.9 definiert sind.

Es ist zweckmäßig, die rechte Seite der Gl. 4.15 in folgender Form darzustellen

$$\psi(x,t) = \sum_{\mu=0}^{\infty} \sum_{\nu=0}^{\infty} \{ [{}_1C_{\mu\nu} \cos\nu t + {}_1D_{\mu\nu} \sin\nu t] \cdot \sin\mu x + [{}_2C_{\mu\nu} \cos\nu t + {}_2D_{\mu\nu} \sin\nu t] \cdot \cos\mu x \tag{4.17}$$

, und die Lösung der Gl. 4.12, 4.13 und 4.14 wie folgt anzusetzen:

$$u_\varepsilon(x,t) = \sum_{\mu,\nu=0}^{\infty} \{ [{}_1E_{\mu\nu} \cos\nu t + {}_1F_{\mu\nu} \sin\nu t] \sin\mu x + [{}_2E_{\mu\nu} \cos\nu t + {}_2F_{\mu\nu} \sin\nu t] \cos\mu x \tag{4.18}$$

Nach Einsetzen der Gl. 4.18 in die Gl. 4.15 folgt durch Koeffizientenvergleich

$$\begin{aligned} {}_1E_{\mu\nu} &= \frac{{}_1C_{\mu\nu}}{N_{\mu\nu}} \\ {}_1F_{\mu\nu} &= \frac{{}_1D_{\mu\nu}}{N_{\mu\nu}} \\ {}_2E_{\mu\nu} &= \frac{{}_2C_{\mu\nu}}{N_{\mu\nu}} \\ {}_2F_{\mu\nu} &= \frac{{}_2D_{\mu\nu}}{N_{\mu\nu}} \\ N_{\mu\nu} &:= \eta - \alpha(\nu\omega_0)^2 - \left(\frac{\pi}{c}\cdot\mu\right)^2 \end{aligned} \tag{4.19}$$

mit

$$\begin{aligned} {}_1C_{\mu\nu} &= \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi}\int \psi(x,t) \cos\nu t \sin\mu x \, dt\, dx \\ {}_1D_{\mu\nu} &= \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi}\int \psi(x,t) \sin\nu t \sin\mu x \, dt\, dx \\ {}_2C_{\mu\nu} &= \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi}\int \psi(x,t) \cos\nu t \cos\mu x \, dt\, dx \\ {}_2D_{\mu\nu} &= \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi}\int \psi(x,t) \sin\nu t \cos\mu x \, dt\, dx \end{aligned} \tag{4.20}$$

Diese Koeffizienten werden im Anhang A.9 berechnet.

Für die gesuchte Größe u_ε folgt dann:

$$u_\varepsilon = \sum_{\mu=1}^{\infty} \Big\{ \Big[\frac{{}^1C_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} \cos t + \frac{{}^1D_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} \sin t + \frac{{}^1C_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \cos 3t + \frac{{}^1D_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \sin 3t \Big] \sin \mu x + \Big[\frac{{}^2C_{\mu 0}}{N_{\mu 0}} + \frac{{}^2C_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \cos 2t + \frac{{}^2D_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \sin 2t \Big] \cos \mu x \Big\} \tag{4.21}$$

$$u_{\varepsilon x} = -\sum_{\mu=1}^{\infty} \Big\{ \Big[\frac{{}^1C_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} \cos t + \frac{{}^1D_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} \sin t + \frac{{}^1C_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \cos 3t + \frac{{}^1D_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \sin 3t \Big] \sin \mu x + \Big[\frac{{}^2C_{\mu 0}}{N_{\mu 0}} + \frac{{}^2C_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \cos 2t + \frac{{}^2D_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \sin 2t \Big] \cos \mu x \Big\}$$

$$u_{\varepsilon t} = \sum_{\mu=1}^{\infty} \Big\{ \Big[-\frac{{}^1C_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} \sin t + \frac{{}^1D_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} \cos t - \frac{3\,{}^1C_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \sin 3t + \frac{3\,{}^1D_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \cos 3t \Big] \sin \mu x + \Big[-\frac{2\,{}^2C_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \sin 2t + \frac{2\,{}^2D_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \cos 2t \Big] \cos \mu x \Big\}$$

Bemerkenswert an der Gl. 4.21 ist, daß die Nichtlinearität des Systems wiederum Harmonische der erregenden Frequenz in u_ε erzeugt.

Unter Verwendung der Definition

$$B_\mu := \frac{1}{\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} \sin \varkappa x \cdot \sin \mu x \, dx = \frac{\sin(\varkappa-\mu)\pi}{(\varkappa-\mu)\pi} - \frac{\sin(\varkappa+\mu)\pi}{(\varkappa+\mu)\pi} \tag{4.22}$$

mit

$$\sin \varkappa x = \sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \cdot \sin \mu x$$

folgt für $u_0(t=\pi/2)$:

$$u_0(t=\pi/2) = \tilde{A} \cdot \cos t \cdot \sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \cdot \sin \mu x = 0 \tag{4.23}$$

$$u_{0t}(t=\pi/2) = -\tilde{A} \cdot \sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \cdot \sin \mu x$$

Wird ferner die nichtlineare Charakteristik in Gl. 4.14 durch ein Polynom der folgenden Form approximiert

$$N(u-u_E) = a_0 + a_1(u-u_E) + a_2(u-u_E)^2 + a_3(u-u_E)^3 \tag{4.24}$$

, so liefert die Gl. 4.14 zusammen mit den Gl. 4.21, 4.22, 4.23 und 4.24 die folgende Relation:

(4.25)

$$\int_0^{\pi}\Big\{-\omega_0^2 L C^2 \tilde{A}\Big(\sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \sin\mu x\Big)\cdot\Big(\sum_{\mu=1}^{\infty}\Big[\Big(\frac{-1 C_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} + \frac{3_1 C_{\mu 3}}{N_{\mu 3}}\Big) - \Big(\frac{2_2 D_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \cos\mu x\Big)\Big]$$

$$+ L C^2 \omega_0 \omega_\varepsilon \cdot \tilde{A}^2 \Big[\sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \sin\mu x\Big]\cdot\Big[\sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \cdot \sin\mu x\Big]$$

$$+\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2 \frac{L C \omega_0}{\tau}\Big[\sum_{\mu=1}^{\infty}\mu^2\Big(\Big[-\frac{1 D_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} + \frac{1 D_{\mu 3}}{N_{\mu 3}}\Big]\sin\mu x + \Big[\frac{2 C_{\mu 0}}{N_{\mu 0}} - \frac{2 C_{\mu 2}}{N_{\mu 2}}\Big]\cos\mu x\Big]\cdot\Big[\tilde{A}\cdot\sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \cdot \sin\mu x\Big]$$

$$+ \frac{1}{2} L N'(-U_E) - L \omega_0 C \cdot N(-U_E)\cdot\tilde{A}\sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \cdot \sin\mu x\Big\}\Big|_{b=\pi/2} dx = 0$$

Unter Verwendung der Überlegungen des Anhangs A.9 , Gl. A.9.6 bis Gl.A.9.11 folgt daraus für das Systemverhalten in der Umgebung der Resonanzstellen:

(4.26)

$$\omega_0^2 L C^2 \hat{A}\sum_{\mu=1}^{\infty}\Big[\frac{\hat{\eta}_2}{N_{\mu 1}} - \frac{3\hat{\eta}_4}{N_{\mu 3}}\Big] + L C^2 \omega_0 \omega_E \sum_{\mu=1}^{\infty}\hat{A}^2$$

$$+\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2 \frac{L C \omega_0}{\tau}\tilde{A}\sum_{\mu=1}^{\infty}\mu^2\Big[-\frac{\hat{\eta}_1}{N_{\mu 1}} + \frac{\hat{\eta}_3}{N_{\mu 3}}\Big] - L N'(-U_E)$$

$$+ \frac{4}{\pi} L C \omega_0 N(-U_E)\cdot\sum_{\mu=1}^{\infty}\frac{1}{\mu}\tilde{A} = 0$$

Mit Gl. 4.7 ergibt sich daraus wegen

(4.27)

$$N_{\mu 1} = (\varkappa^2 - \mu^2)\cdot\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2$$

$$N_{\mu 3} = -\beta\varkappa\omega_0^2$$

unter Verwendung der Gl. 4.17, 4.26 und 4.27 nach einigen Zwischenrechnungen:

$$\omega_{\varepsilon_1} = \Big\{\frac{3}{32}\frac{A^2}{\alpha\omega_0\pi^2}\;\frac{3Q_1 + T_1\mu^2/\tau C}{(\varkappa-\mu)^2}\Big\} \tag{4.28}$$

Für die gesuchte Größe ω gilt dann:

(4.29)

$$\omega = \omega_0 + \varepsilon\;\frac{3A^2}{32\alpha\pi^2}\Big[3Q_1 + \frac{T_1\mu^2}{\tau C}\Big]\cdot\Big[\varkappa-\mu\Big]^{-2}\cdot\frac{1}{\omega_0}$$

Wird die Störungsrechnung auf die Systemgleichung 3.30 in der Umgebung der Schwellspannung angewandt, wo das stabile Systemverhalten in ein astabiles übergeht, so erhalten wir fur die Größen ω_0, E_0 und ω (vergl. Gl. 4.7, 4.10 und 4.29) folgendes Ergebnis:

(4.30)

$$\left(\frac{\omega_0}{1/s}\right) = 2{,}45 \cdot 10^{4} \cdot \left[z_1^2 - 8 \cdot 10^{-3} \frac{1}{mm} \right]^{1/2} \cdot [mm^{1/2}]$$

(4.31)

$$\left(\frac{E_0}{u_0 s \cdot \frac{d}{mm}}\right) = 3{,}4 \cdot 10^{-7} \frac{A^2}{(mV)^2} \left[\frac{z_1^2 - 8 \cdot 10^{-3} \frac{1}{mm}}{\varkappa^2 \pi} \right] \cdot \left[1 - \frac{\sin 2\varkappa\pi}{2\varkappa\pi} \right] [mm]$$

(4.32)

$$\left(\frac{\omega}{1/s}\right) = \left\{ 2{,}45 \cdot 10^{4} \left[z_1^2 - 8 \cdot 10^{-3} \frac{1}{mm} \right] + \varepsilon \cdot 1{,}4 \cdot 10^{2} \left(\frac{A}{mV}\right)^2 \cdot \left[z_1^2 + 2{,}3 \cdot 10^{-5} \frac{1}{mm} \right] \left[\varkappa - \mu \right]^{-2} \right\}^{-\frac{1}{2}} \left\{ z_1^2 - 8 \cdot 10^{-3} \frac{1}{mm} \right\} [mm^{-\frac{1}{2}}]$$

In diesen Gleichungen tritt wiederum der Formfaktor z_1^2 auf, der bereits in Gl. 3.23 definiert wurde und der bereits das Stabilitätsverhalten des Systems mit bestimmte.

Im folgenden werden die biologischen Konsequenzen der Gl. 4.31 und 4.32 diskutiert.
Der Graph der Funktion $E_0(\omega_0)$ bzw. $E_0(\varkappa)$ der Gl. 4.31 ist in Abb. 21 aufgetragen. Bemerkenswert daran ist, daß mit wachsendem E_0 die Zahl der Wurzeln der Gl. 4.10 monoton zunimmt, und die Wurzeln sich mehr und mehr den Resonanzstellen des Systems annähern. Insbesondere läßt sich jedem endlichen Wert von E_0 vermöge der Gl. 4.31 mindestens eine Wurzel für ω_0 zuordnen, die nicht Resonanzstelle des Systems ist. Jeder dieser Wurzeln wird darüberhinaus durch die Gl. 4.6 ein endlicher Wert von u_0 zugeordnet.

Der Graph der Funktion $\omega(\omega_0)$ bzw. $\omega(\varkappa)$ der Gl. 4.32 ist mit $\varepsilon = 1$ unter der Annahme

(4.33)

$$z_1^2 = 2 \cdot 10^{-2} \frac{1}{mm}$$

$$A = 5\,mV$$

in Abb. 22 dargestellt.
Das Verhalten dieser Funktion in der Umgebung der Stelle $\omega_0 = 0$ ist physikalisch ohne Aussagekraft, da die Funktion an dieser Stelle nicht regulär ist und deshalb dort auch nicht in eine Taylerreihe entwickelbar ist. Dieser Bereich ist in Abb. 22 strichliniert gezeichnet.

Eliminiert man aus den Gl. 4.31 und 4.32 die Variable ω_o bzw. $\varkappa$, was hier der Einfachheit halber auf graphischem Wege über die Abb. 21 und 22 geschieht, so erhält man den gesuchten Zusammenhang zwischen den Größen E_o und ω, der in Abb. 23 aufgezeichnet ist. Der physikalisch wertlose Teil dieses Diagramms ist strichliniert markiert. Der Zusammenhang zwischen diesen Größen läßt einige interessante Systemeigenschaften erkennen. Durch das nichtlineare Systemverhalten werden die Resonanzkurven der Abb. 23 in Richtung hoher Frequenz verbogen. Dieser Effekt wird auch beim Studium nichtlinearer Oszillatoren beobachtet, die durch gewöhnliche nichtlineare Differentialgleichungen beschrieben werden. Die Resonanzkurven dieser Systeme besitzen im Bereich endlicher Erregungsfrequenzen keine Polstellen, ganz gleich, ob diese Systeme dissipativ oder konservativ sind. Im Hinblick auf das Systemverhalten des Nervenmodells interessiert darüberhinaus eine andere typische Systemeigenschaft, die unter dem Namen Sprungeffekt (jumb-phänomenon) bei gewöhnlichen nichtlinearen Differentialgleichungen bekannt ist. Anhand der Abb. 23 läßt sich dieser Effekt wie folgt interpretieren:

Angenommen, das System werde durch ein harmonisches Signal so erregt, daß der Arbeitspunkt des Systems im Punkt A der Abb. 23 liegt. Die Reaktion des Systems besitzt dann eine Amplitude E_A. Wird die Frequenz der Erregung bei gleichbleibender Amplitude um einen beliebig kleinen Betrag ε ($\varepsilon > 0$) verringert, was bei technischen und biologischen Systemen immer der Fall ist, so springt die Amplitude der Reaktion schlagartig um einen beträchtlichen Wert auf den Betrag E_B, da der Arbeitspunkt von A nach B gesprungen ist. (Phänomene dieser Art werden z.B. häufig in elektrischen Netzwerken beobachtet, die Spulen mit Eisenkernen beinhalten, wenn die Magnetisierungskennlinien der Eisenkerne bis in den Sättigungsbereich hinein ausgesteuert werden). Dieser Sprungeffekt hat eine interessante biophysikalische Konsequenz bei der Diskussion des Nervenmodells. Wird z.B. ein Neuron durch periodische Impulsfolgen so angesteuert, daß das System im Zustand A (Abb. 23) operiert, wobei die Schwellspannung des Systems zwischen den Größen $u_{PSP}(E_A)$ und $u_{PSP}(E_B)$ liegen soll, so wird bei einer kaum feststellbaren Frequenzverminderung der Eingangsimpulse das PSP plötzlich über die Schwellspannung hinaus anwachsen und - wie es scheint ohne erkennbaren Grund - Impulse erzeugen. Um auf diesem Wege rhythmische Entladungen zu erklären, müßte das System auf Grund der gleichen Überlegungen in der Lage sein, schlagartig vom Zustand B in den Zustand A (Abb. 23) zurück-

zuspringen. Dies ist unter Verwendung der Kurven der Abb. 23 nicht möglich. Allerdings werden diese Kurven an einem Modell gewonnen, das in der Umgebung der Schwellspannung ausgesteuert wird und deshalb weitgehend ungedämpft arbeitet, sodaß die Resonanzkurven mit wachsendem $\omega \to \infty$ streben. Steuert man das System in einiger Entfernung unterhalb der Schwellspannung aus, so erscheint das System dort stärker gedämpft und wird durch Resonanzkurven beschrieben, die im Sinne der strichlinierten Kurven der Abb. 23 aus den ursprünglichen Resonanzkurven hervorgehen und ein Rückspringen der Nervenzelle vom Zustand B in den Zustand A gestatten. Dieser Erklärungsversuch rhythmischer Entladungen in der Nervenzelle ist nicht so einleuchtend wie jener, der aus den Stabilitätsuntersuchungen gewonnen wurde. Er benötigt aber keinerlei Rückkopplungsvorgänge im Nervensystem sondern lediglich geringe Frequenzschwankungen der Eingangssignale, die z.B. schon durch statistisches Rauschen in den Nervenkanälen verursacht werden können.

Auf Trigger-, Synchronisierungs- und Zieheffekte in einer Nervenzelle wird im Rahmen dieser Untersuchungen nicht eingegangen. Es sei jedoch bemerkt, daß unter der Voraussetzung einer räumlich verteilten äußeren Erregung des Systems die Resonanzkurven der Abb. 23 zum Teil eine andere Gestalt annehmen können. So bewirkt z.B. eine sinusförmig über ein Faserstück der Länge π verteilte Erregung $I_o(x,t)=A \cdot \sin(x) \cdot \cos(t)$, daß die Kurve der Abb. 23 nur eine einzige Resonanzüberhöhung aufweist. Das typische Verhalten der Sprungerscheinung wird aber von dieser Erregungsvariante nicht berührt.

Bemerkenswert erscheint noch, daß Sprungerscheinungen der obigen Art auch im Teilsystem I (Dendritenbaum) auftreten können, sodaß geringste Frequenzschwankungen der synaptischen Erregung bereits - wie es den Anschein hat ohne eine erkennbare Ursache - beträchtliche Schwankungen des PSP bewirken können. Je nach Polarität der einspeisenden Synapsen können so z.B. auch intensive Depolarisationsvorgänge verursacht werden, die in der Lage sind, den Signalfluß durch das System schlagartig abzublocken.

3. Schlußbemerkung

Es wurde gezeigt, daß sich aus nur fünf verschiedenen an Nervenzellen gewonnenen Meßergebnissen eine offensichtlich fundamentale nichtlineare Differentialgleichung ableiten läßt, die weitgehend das elektrische Verhalten von Nervenzellen beschreibt. Obwohl diese Modellgleichung infolge ihres nichtlinearen Verhaltens etwas komplizierter ist als z.B. die Maxwellschen Gleichungen oder die Schrödingergleichung, so ist sie dennoch einer mathematischen Behandlung zugänglich. Diese liefert zwar keine geschlossene Lösung der Modellgleichung, gestattet aber eine Stabilitätsanalyse des Modells und eine Diskussion fundamentaler Eigenschaften des fremderregten Modells, die beide eng mit den Fragen der Informationsverarbeitung in der Nervenzelle verkoppelt sind.
Bei der Ableitung der Systemgleichung 2.2 wurde zum Zwecke einer vereinfachten mathematischen Behandlung des Modells ignoriert, daß in Voltage-Clamp-Versuchen der stationäre Natriumstrom durch die Zellmembran verschwindet (Abb. 3). Nur unter dieser Voraussetzung ist es möglich, das Membranmodell durch ein Netzwerk zu realisieren, dessen elementare Bausteine ungesteuerte Zweipole sind. Nur für nichtlineare Netzwerke dieser Art existieren zur Zeit Stabilitätstheorien, die auf praktische Probleme dieser Art anwendbar sind. Wenn auch die obige Vereinfachung, wie Simulationsversuche andeuten, das Stabilitätsverhalten des Modells nicht entscheidend verändern, so scheint es trotzdem nützlich zu sein, z.B. im Hinblick auf die thermodynamischen Aspekte einer Membrantheorie ein Neuronmodell ohne diese Vereinfachung zu entwickeln. Ein so erweitertes Neuronmodell muß in der Lage sein, das stationäre Verhalten des Natriumstromes, wie es sich bei Voltage-Clamp-Versuchen darstellt, und die bei blockiertem Kaliumstrom gemessene N'-Charakteristik in sich zu vereinen. Hierzu ist ein Modell mit zeitinvarianten Elementen nur in der Lage, wenn eine elektrische Verkopplung der NA- und K-Strompfade, d.h. wenn die Existenz gesteuerter Zweipole im Modell postuliert wird. Eine diesbezügliche Analyse geeigneter Meßkurven weist darauf hin, daß in der Tat der Kaliumstrom (I_K) den Natriumstrom (I_{NA}) zu steuern scheint und beide Ströme somit verkoppelt sind [2, fig.29; 13,fig. 24; 7,Abb. 16].

In erster Näherung läßt sich dieser Zusammenhang zwischen den beiden Strömen durch folgende Gleichung beschreiben

$$i_{NA}(u, i_K) = i_{NA_0}(u) \cdot e^{-\tau_K |i_K|} \tag{5.1}$$

, wobei $i_{NA0}(u)$ die Abhängigkeit des Natriumstromes von der Membranspannung bei blockiertem Kaliumstrom beschreibt. Unter Berücksichtigung der Beziehung

$$e^{-\tau_K |i_K|} = 1 - \tau_K |i_K| + \frac{1}{2} \tau_K^2 |i_K|^2 \mp \cdots \tag{5.2}$$

folgt in erster Näherung unter Verwendung der Gl. 2.6

$$i_{LV} = \lambda_2 \cdot \left\{ I_0 + \frac{1}{r} \cdot u_{xx} - C \cdot u_t - N(u - U_E) \right\} \tag{5.3}$$

mit

$$\lambda_2 := \frac{1}{1 - \tau_K \cdot N(u - U_E) \cdot sign(i_K)}$$

sowie

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} i_{LV} = {} & \lambda_2 \frac{d}{dt} I_0 - \lambda_1 I_0 \frac{du}{dt} + \lambda_2 \frac{1}{r} u_{xxt} - \lambda_1 \frac{1}{r} u_{xx} u_t \\ & - \lambda_2 \cdot C \cdot u_{tt} + \lambda_1 C u_t^2 - \lambda_2 \frac{\partial N(u - U_E)}{\partial u} \frac{du}{dt} \\ & + \lambda_1 \cdot N(u - U_E) \cdot \frac{du}{dt} \end{aligned} \tag{5.4}$$

mit

$$\lambda_1 := \frac{\tau_K}{[1 - \tau_K \cdot N(u - U_E) sign(u_K)]^2} \cdot \frac{\partial N(u - U_E)}{\partial u}$$

Die Differentialgleichung des erweiterten Modells erhält damit folgende Gestalt:

$$\begin{aligned} 0 = {} & -K \cdot u - \lambda_2 \cdot N(u - U_E) - KLC\lambda_2 u_{tt} + KL\lambda_2 \frac{1}{r} \cdot u_{xxt} \\ & - \left[\lambda_2 C + KL\lambda_1 I_0 + \lambda_2 KL \cdot \frac{\partial N(u - U_E)}{\partial u} - LK\lambda_1 \cdot N(u - U_E) \right] \cdot u_t \\ & + \lambda_2 \cdot \frac{1}{r} u_{xx} - KL\lambda_1 \frac{1}{r} \cdot u_{xx} \cdot u_t + KLC\lambda_1 u_t^2 + \lambda_2 I_0 + K U_E \end{aligned} \tag{5.5}$$

Ein Vergleich der Gl. 2.8 und 5.5 läßt erkennen, daß das erweiterte Modell eine bedeutend kompliziertere Struktur besitzt als das System der Gl. 2.8, und daß die Gl. 5.5 theoretisch entsprechend schwieriger zu behandeln ist. Eine Simulation des erweiterten Modells am Analogrechner liefert je nach dem Konzentrationsgefälle der Kaliumionen beiderseits der Zellmembran stationäre Membrancharakteristiken, die im interessierenden Bereich sehr gut mit experimentell gemessenen Charakteristiken übereinstimmen (Abb. 24), (siehe Anhang A.10). Das Stabilitätsverhalten der Systemgleichung 5.5 läßt sich nur dann mit Hilfe der Theorie des gemischten Potentials untersuchen, wenn es gelingt, diese Theorie so zu erweitern, daß sie auf Netze mit ungesteuerten Zweipolen anwendbar ist. Diesbezügliche Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen.

Interessanterweise stellen sowohl das bekannte Bonhoeffer-Van der Pol - Modell (BVP-Modell) [1] wie auch dessen Erweiterung durch Fitzhugh [12] einen Spezialfall der Modellgleichung 5.5 dar. Dies gilt auch für eine andere Erweiterung des BVP-Modells durch Swigert, die kurz nach Fertigstellung dieser Arbeit veröffentlicht wurde [31] .

Obwohl das dynamische Verhalten der Nervenzelle, das für die Erzeugung der Impulse verantwortlich ist, extrem nichtlinear ist, so zeigt sich dennoch, daß die Relation zwischen der Eingangsgröße des Systems, dem PSP (u_{PSP}) und der interessierenden Ausgangsgröße, der Impulsfolgefrequenz (ω_{Puls}), in einem weiten Aussteuerungsbereich der Systemcharakteristiken quasilinear ist, was somit auch für das informationsverarbeitende Verhalten der Nervenzelle gilt. Dieses Ergebnis rechtfertigt es, Nervenzellen als Elemente von Nervennetzen als weitgehend lineare Gebilde zu behandeln, was z.B. die theoretische Behandlung von Inhibitionsnetzen weitgehend vereinfacht.
Das obige quasilineare Input-Output-Verhalten einer Nervenzelle wurde von F. Dodge [32] experimentell an Nervenzellen verschiedener Tiere nachgewiesen. Die Meßkurven seiner Experimente wie auch die Ergebnisse seiner Digitalsimulation eines modifizierten Hodgkin-Huxley-Modells stimmen z.B. im Spezialfall der Messungen am Tintenfisch sehr gut mit den hier auf analytischem Wege gewonnenen Kurven der Abb. 18a überein, die sich ebenfalls auf Messungen am Tintenfisch stützen.

Ohne näher auf weitere Einzelheiten des Verhaltens der Systemgleichungen 2.6 bzw. 5.5 einzugehen, werden ein paar weitere Probleme kurz angedeutet, die im Rahmen neuronaler Vorgänge zur Zeit bearbeitet werden.

Neben der räumlich verteilten Erregung von Nervenzellen durch verschiedenartige Zeitsignale (sog. Muster raumzeitlicher Erregung) interessiert vor allem das Verhalten der Nervenzelle unter dem Einfluß einer stationären statistischen Erregung. Nach Aufspalten des Neuronmodells in ein lineares und ein nichtlineares Teilsystem wurde unter Verwendung wohlbekannter Theoreme der Statistischen-Dynamik und nach Ermittlung einer optimalen Schätzfunktion der Systemtrajektorien im Phasenraum ein Näherungsausdruck der Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines Ausgangsimpulses pro Zeiteinheit als Reaktion einer stochastischen Systemerregung ermittelt.
Bei der Anwendung von Methoden der Thermodynamik auf Membranprozeße ist den Überlegungen die Theorie irreversibler Thermodynamik zugrunde zu legen, da die Modellgleichungen 2.6 und 5.5 irreversible Prozeße beschreiben.

Neben dem Versuch, die bewährten Konzepte zur Beschreibung von Grenzschichtprozeßen in verschiedenartig dotierten Halbleitern in geeigneter Weise zur atomistischen Beschreibung der Membranprozeße heranzuziehen, erscheint es besonders reizvoll und erfolgversprechend, die Eigenschaften von Nervennetzen zu durchleuchten, deren Grundelemente Neuronmodelle vom Typ der Gl. 2.2 sind bzw. deren Input-Output-Verhalten durch den Graphen der Abb. 18a beschrieben werden.

Anhang

A.1 Beispiel zur Erzeugung nichtmonotoner "quasistationärer" Übertragungscharakteristiken durch Systeme mit monotonen stationären Systemcharakteristiken.

Anhand eines Beispiels wird gezeigt, daß Systeme, die durch Differentialgleichungen mit zeitinvarianten monotonen nichtlinearen Koeffizientenfunktionen beschrieben werden, in der Lage sein können, als Reaktion auf sprungförmige Eingangssignale Übergangsfunktionen zu erzeugen, aus denen nichtmonotone "quasistationäre" Charakteristiken (im Sinne des Kapitels 2.3) konstruiert werden können.
Als Beispiel wird ein System gewählt, das durch folgende Differentialgleichung beschrieben wird

$$\frac{d^2x}{dt^2} + a \cdot \frac{dx}{dt} + b \cdot x = a \cdot e \cdot y - b \cdot m(y) + e \frac{dy}{dt} \qquad (A.1.1)$$

mit den Koeffizienten $a = 0{,}5$
$b = 0{,}2$
$e = 0{,}5$

, wobei die Koeffizientenfunktion m(y) durch folgende monotone nichtlineare stationäre Funktion dargestellt wird

$$m(y) = \begin{cases} 0{,}2 & \text{für } 0 < y \leq 1{,}7 \\ -10 + 6y & \text{für } 1{,}7 < y \end{cases} \quad ; \quad m(-y) = -m(y) \qquad (A.1.2)$$

, y(t) Eingangsgröße des Systems und x(t) Ausgangsgröße des Systems ist.

Die Übergangsfunktionen x(t) dieses Systems sind, parametriert mit der Amplitude der sprungförmigen Erregung y(t) des Systems, in Abb. A.1 dargestellt. Sie wurden am Analogrechner mit Hilfe der Rechenschaltung der Abb. A.2 ermittelt.
Die (im Sinne des Kapitels 2.3)aus den Kurven der Abb. A.1 gewonnenen Charakteristiken der Abb. A.3 weisen einen nichtmonotonen Verlauf auf, obwohl das erzeugende System nur eine monotone zeitinvariante Koeffizientencharakteristik besitzt. Die Kurve $x_c(y)$ zeigt die Abhängigkeit

des stationären Wertes der Systemausgangsgröße von der Amplitude der Erregung. Die Kurve x_n liefert die Abhängigkeit des negativen Spitzenwertes der Ausgangsgröße des Systems von der Amplitude der Erregung.

Dieses Ergebnis zeigt, daß die Existenz "quasistationärer" nichtmonotoner Charakteristiken der Systemgleichung keine hinreichende Bedingung für die Existenz einer stationären nichtmonotonen Systemcharakteristik liefert.

A.2 Transversalwiderstand der Zellmembran.

Ersetzt man im Netzwerk der Abb. 9 die nichtlinearen Leitwertcharakteristiken N'(u) und K'(u) durch die linearen Leitwerte N' und K', so wird es durch folgende lineare Differentialgleichung beschrieben

$$-C'K'L'u_{tt} + (L'N'K' + C')\cdot u_t + (K' + N')\cdot u = I_o + K'L'\frac{d}{dt}I_o \qquad (A.2.1)$$

, wobei I(t) den in das Netzwerk fließenden Strom verkörpert und u(t) die an das Netzwerk angelegte Spannung bedeutet. Unter Verwendung der komplexen Schwingungsrechnung (die hier wegen der Linearität der Gl. A.2.1 anwendbar ist) folgt mit

$$I = \tilde{I}\, e^{i\,t} \text{ und } U = \tilde{U}\, e^{i\,t},\ \tilde{I},\tilde{U} \in \mathbb{C}$$

$$[(i\omega)^2\cdot L'C'K' + (i\omega)\cdot(L'N'K' + C') + (K' + N')]\cdot\tilde{U} = [1 + (i\omega)L'K']\cdot\tilde{I} \qquad (A.2.2)$$

Definiert man den Transversalwiderstand der Membran durch die Gleichung

$$Z_T(i\omega) := \frac{\tilde{U}}{\tilde{I}} \qquad (A.2.3)$$

, so folgt:

$$Z_T(i\omega) = \frac{[1 + (i\omega)\cdot L'K']}{(i\omega)^2\cdot L'C'K' + (i\omega)\cdot[L'N'K' + C'] + (K' + N')} \qquad (A.2.4)$$

A.3 Kenngrößen der linearisierten Nervenfaser.

Ersetzt man wie in A.2 die nichtlinearen Leitwertcharakteristiken der Abb. 14 durch die entsprechenden linearen Leitwerte, so folgt aus den Gl. 2.4, 2.5 und 2.6 unter Vernachlässigung der konstanten Größen U_I, U_{II} und I_o das Gleichungssystem

$$u_x = r' \cdot i \tag{A.3.1a}$$

$$i_x + K'L'i_{xt} = (K'+N')\cdot u + (C'+L'K'N')\cdot u_t + K'L'C'\cdot u_{tt} \tag{A.3.1b}$$

, wobei i(x,t) der Strom in achsialer Richtung der Nervenfaser am Ort x zur Zeit t ist. Nach Elimination von i(x,t) aus Gl. A.3.1 folgt:

$$u_{xx} - C'K'r'\cdot u_{tt} - (K'r' + N'r')\cdot u_t - (r'C' + L'K'N'r')\cdot u_t + L'K'\cdot u_{txx} = 0 \tag{A.3.2}$$

Mit dem Ansatz

$$u(x,t) = \tilde{u}(x)\cdot e^{i\omega t} \tag{A.3.3}$$

$$i'(x,t) = \tilde{i}(x)\, e^{i\omega t}$$

folgt daraus

$$\tilde{u}_{xx} + \gamma_L^2(i\omega)\cdot\tilde{u} = 0 \tag{A.3.4}$$

mit

$$\gamma_L^2(i\omega) := \frac{r'}{Z_T(i\omega)} \tag{A.3.5a}$$

, wobei $Z_T(i\omega)$ durch die Gl. A. 2.4 definiert ist, und die Größe $\gamma_L(i\omega)$ das Fortpflanzungsmaß der linearisierten Nervenfaser darstellt. Es berechnet sich zu

$$\gamma_L(i\omega) = \left\{ \frac{r' + (i\omega C' + N')\cdot(i\omega L' + r'K')}{i\omega L' + r'K'} \right\}^{1/2} \tag{A.3.5b}$$

oder mit Gl. 2.2 zu

$$\gamma_L(i\omega) = \alpha^{-1/2} \left\{ \frac{i\omega\rho_2 + \rho_N \cdot (i\omega\rho_3 + 1/\rho_K)}{(i\omega\rho_3 + 1/\rho_K)} \right\}^{1/2} \qquad \text{(A.3.5c)}$$

Daraus folgt insbesondere, daß sowohl die Phasengeschwindigkeit der linearisierten Nervenfaser wie auch deren Gruppengeschwindigkeit proportional sind der Wurzel aus dem Durchmesser der Nervenfaser. Dieses Ergebnis wurde experimentell von A.L. Hodgkin [2 , p. 15, 32] an unmyelinierten Nervenfasern bestätigt: "a dimensional argument indicates that the velocity should be proportional to $d^{1/2}$ ". Unter Berücksichtigung der Gl. A.3.3 schreiben sich die Gl. A.3.1 in der Form:

$$\tilde{u}_x = -\tau' \cdot \tilde{i} \qquad \text{(A.3.6a)}$$

$$\tilde{i}_x = -\frac{1}{Z_T(i\omega)} \cdot \tilde{u} \qquad \text{(A.3.6b)}$$

Mit Verwendung des Ansatzes

$$\tilde{u}(x) = u' e^{-\gamma_L x} + u'' e^{+\gamma_L x} \qquad \text{(A.3.7)}$$

, wobei U'(U'') die Amplitude der in positiver (negativer) x-Richtung fortschreitenden (reflektierten) Spannungswelle ist, folgt mit Gl. A.3.5:

$$\tilde{i}(x) = \frac{1}{Z_L(i\omega)} \cdot \left\{ u' e^{-\gamma_L x} - u'' e^{+\gamma_L x} \right\} \qquad \text{(A.3.8)}$$

Hierbei gilt

$$Z_L := \frac{\tau'}{\gamma_L(i\omega)} = \left(\tau' \cdot Z_T(i\omega)\right)^{1/2} \qquad \text{(A.3.9a)}$$

oder

$$Z_L(i\omega) = \left\{ \frac{\tau'(i\omega L' H' + 1)}{(i\omega L' H' + 1)(i\omega C + N) + H} \right\}^{1/2} \qquad \text{(A.3.9b)}$$

$Z_L(i\omega)$ wird Wellenwiderstand der linearisierten Faser genannt. Er beschreibt den Quozienten aus Spannung und Strom auf einer unendlich langen bzw. auf einer mit dem Wellenwiderstand abgeschlossenen Leitung.

A.4 Grundgedanken und Anwendung der Stabilitätstheorie.

Das Konzept des"Gemischten Potentials"(mixed potential) [26] liefert den gegenwärtig wohl allgemeinsten auf konkrete Probleme anwendbaren Formalismus zur Behandlung nichtlinearer elektrischer Netzwerke. Im folgenden fassen wir die Grundgedanken einer für unsere Zwecke modifizierten Version dieser Theorie zusammen. Ausgangspunkt der Theorie bildet die Tatsache, daß sich beliebige nichtlineare elektrische R-L-C-Zweipolnetze, in denen sowohl die ohmschen Widerstände, wie auch die Kapazitäten und Induktivitäten nichtlineare Elemente sein dürfen, in Form der folgenden Gleichung kompakt schreiben lassen.

(A.4.1)

$$L'_\tau \cdot \frac{d}{dt} i_{L\tau} = \frac{\partial}{\partial i_{L\tau}} P \quad , \quad \tau = 1(1)r$$

$$-C'_\sigma \cdot \frac{d}{dt} u_\sigma = \frac{\partial}{\partial u_\sigma} P \quad , \quad \sigma = 1(1)s$$

Hierbei ist:

$i_{L\tau}$ = Strom durch die Induktivität L'_τ,
u_σ = Spannung an der Kapazität C'_σ,
r = Zahl der Induktivitäten im Netz,
s = Zahl der Kapazitäten im Netz.

Schreibt man diese Gleichung in Vektorform, so gilt

(A.4.2)

$$-\mathcal{J} \cdot \dot{x} = \operatorname{grad}_x P$$

mit

$$\mathcal{J} := \begin{pmatrix} -\tilde{L} & 0 \\ 0 & \tilde{C} \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{s+r,\,s+r}$$

$$\tilde{C} \in \mathbb{R}^{s,s} \quad , \quad \tilde{L} \in \mathbb{R}^{r,r} \quad , \quad P \in \mathbb{R}^1$$

$$x := \begin{pmatrix} u_1 \\ \vdots \\ u_s \\ i_{L1} \\ \vdots \\ i_{Lr} \end{pmatrix} \in \mathbb{R}^{r+s,\,1}$$

Bemerkenswert an den Gleichungen A.41 und A.4.2 ist, daß sich die linken Seiten dieser Gleichungen als Ableitung einer einzigen skalaren Funktion, der sog. "Gemischten Potentialfunktion" schreiben lassen. Bereits auf

Grund dieser Beobachtung ist zu erwarten, daß die Funktion P das Verhalten des Netzes wesentlich bestimmt. Insbesondere liefert sie Aussagen über das Stabilitätsverhalten des Systems, was nunmehr gezeigt werden soll. Hierbei interessiert das Stabilitätsverhalten des Systems in seinen Gleichgewichtspunkten, die definiert sind durch die Relation

$$\dot{X} = 0 \tag{A.4.3}$$

Diesen Gleichgewichtspunkten entsprechen nach Gl. A.4.2 die stationären Zustände der Funktion P, für die gilt:

$$grad_x P = 0 \tag{A.4.4}$$

Es wird versucht, unter Verwendung der Eigenschaften der Funktion P Kriterien für ein asymptotisch stabiles Systemverhalten abzuleiten, um sicherzustellen, daß keine periodischen Lösungen des Systems existieren. Hierbei greift man auf die Liapunovsche Stabilitätstheorie zurück, indem man von dem folgenden Theorem gebrauch macht: Existiert eine skalare Funktion $\tilde{P}_{(x)}: \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}^1$, die mit wachsender Zeit entlang der Lösungen der Gl. A.4.2 in allen Systemzuständen außer in den Gleichgewichtspunkten des Systems der Gl. A.4.2 abnimmt, so sind die Gleichgewichtspunkte des Systems genau dann asymptotisch stabil, wenn die Funktion P(x) dort relative Minima besitzt [27, 28].
Da die gemischte Potentialfunktion P(x) der folgenden Gleichung genügt

$$\left.\frac{dP_{(x)}}{dt}\right|_{\text{entlang der Lösungskurven des Systems}} = -\dot{X}^T \cdot \mathcal{J} \cdot X \tag{A.4.5}$$

, weist P das oben geforderte Verhalten nicht auf, da $\mathcal{J} = \begin{pmatrix} -\tilde{C} & 0 \\ 0 & \tilde{C} \end{pmatrix}$ i.a. nicht positiv definit ist, $(\tilde{C} > 0, \tilde{C} > 0)$. Es ist naheliegend, mit einer geeigneten Koordinatentransformation zu versuchen, aus dem Funktionenpaar (P,I) ein neues Funktionenpaar (P*,I*) so zu erzeugen, daß es den Anforderungen der Liapunovschen-Stabilitätstheorie genügt. Es zeigt sich jedoch, daß dies prinzipiell mit einer Koordinatentransformation nicht möglich ist, ohne die Struktur der Gl. A.4.2 zu verändern. Aufgrund der Linearität der Gl. A.4.2 in den Größen P und I ist es jedoch möglich, schrittweise additiv aus Funktionenpaaren (P,I), die der Gl. A.4.2 genügen, ein Paar $(\tilde{P},\tilde{I})$ so aufzubauen, daß es die Gl. A.4.2 erfüllt,

ihre Struktur unverändert läßt und gleichzeitig folgende Eigenschaften besitzt:

$$\tilde{\mathcal{F}} > 0 \qquad \text{(A.4.6)}$$

$$\left.\frac{d\tilde{P}}{dt}\right| < 0 \qquad \text{für alle } \dot{x} \neq 0$$

entlang der Lösung der Gl. A.4.2

Die Gleichgewichtspunkte des Systems sind äquivalent den stationären Punkten von $\tilde{P}$, die durch die Gl. A.4.4 charakterisiert sind.
Da die Funktion $\tilde{P}$ aus der Funktion P konstruiert wird, ist es von Interesse, zum Zwecke der Berechnung von $\tilde{P}$ die gemischte Potentialfunktion P direkt aus den Daten des Netzwerks zu entwickeln. Dies ist bei beliebigen Netzwerken mit beliebigen nichtlinearen Elementen i.a. äußerst kompliziert und oftmals nicht explizite realisierbar. Das Netzwerk der Abb. 14 besitzt aber einige Eigenschaften, die die Lösung dieser Aufgabe weitgehend erleichtern.

1. Das Netzwerk der Abb. 14 stellt ein sog. vollständiges Netz dar. Vollständige Netze sind dadurch definiert, daß die Ströme durch die Induktivitäten des Netzes und die Spannungen an seinen Kapazitäten alle anderen Systemgrößen eindeutig festlegen.

2. Im Netz der Abb. 14 kommen nur nichtlineare Widerstandscharakteristiken N(u) vor, die stetig sind und eindeutige Funktionen in der Variablen u darstellen.

Unter diesen Voraussetzungen läßt sich zeigen, daß das Netzwerk der Abb. 14 eine gemischte Potentialfunktion der folgenden Form besitzt

$$P(i,u) = -\tfrac{1}{2} i^T A i + G(u) + i^T(Wu - a) \qquad \text{(A.4.7)}$$

wobei gilt:

$$A \in \mathbb{R}^{m,m} \quad , \quad A = A^T$$

$$W \in \mathbb{R}^{n,u}$$

$$a \in \mathbb{R}^{m,1}$$

G ist eine noch zu bestimmende Funktion des Vektors u.
n ist die Anzahl der unabhängigen Schleifen des Netzwerks der Abb. 14.

Setzt man ferner voraus, daß die Matrizen $\tilde{L}$ und $\tilde{C}$ der Gl. A.4.2 positiv definit sind, was außer bei pathologischen Netzen immer erfüllt ist, und fordert man, um die Existenz mindestens eines Gleichgewichtspunktes des Systems für endliche x sicherzustellen, daß gilt

$$\frac{N(u)}{u} \geq \Theta > 0 \quad \text{für alle } |u| > K \tag{A.4.6}$$

mit $\Theta, K \in \mathbb{R}^{+}$

, so besitzt die Funktion $\tilde{P}(x)$ für endliche x mindestens einen stationären Punkt, der einem Gleichgewichtspunkt des Systems entspricht. Soll darüberhinaus sichergestellt sein, daß dieser stationäre Punkt ein lokales Minimum der Funktion $\tilde{P}$ darstellt, was soviel bedeutet wie, daß das System asymptotisch stabil ist, so liefert die Relation

$$\lim_{|x| \to \infty} P(x) \longrightarrow + \infty \tag{A.4.9}$$

eine hinreichende Bedingung für diese Forderung.
Die Bedingung A.4.9 ist äquivalent den folgenden Relationen

$$A > 0 \tag{A.4.10a}$$

$$\lim_{|u| \to \infty} \left(G(u) + |W \cdot u| \right) \longrightarrow + \infty \tag{A.4.10b}$$

$$\| \tilde{L}^{-\frac{1}{2}}(u) \cdot A^{-1} \cdot \tilde{C}^{-\frac{1}{2}}(u) \| \leq 1 - \varepsilon \quad \text{für alle } i, u \tag{A.4.10c}$$

mit $\varepsilon > 0$, $\|H\|^2 := \max_{|x|=1} (x^T H^T H x)$

Erfüllen die Nichtlinearitäten des Netzwerks die obigen Voraussetzungen, so werden die Stabilitätskriterien der Gl. A.4.10 nur noch von der Struktur des Netzwerks bestimmt, das die Matrizen A und W festlegt. Vom speziellen Verlauf der nichtlinearen Widerstandscharakteristik hängen die Relationen A.4.10 nicht mehr explizite ab.

Um die Gültigkeit der Bedingungen A.4.10 für das vorliegende Netz zu überprüfen, wird es in Form eines Graphen $\mathcal{N}$ dargestellt. Dieser Graph wird zunächst so in zwei Teilgraphen aufgeteilt, daß der eine Teilgraph $\mathcal{T}$ einen vollständigen Baum (complete tree) von $\mathcal{N}$ darstellt und alle kapazitiven Zweige enthält, während das Komplement von $\mathcal{T}$ relativ zu $\mathcal{N}$, die sog. Vollständigen Kanten $\mathcal{L}$ (links) von $\mathcal{N}$ alle induktiven Zweige enthält. Wählt man darüberhinaus einen Teilgraphen $\mathcal{T}' \subset \mathcal{T}$ so, daß $\mathcal{T}'$ genau alle kapazitiven Zweige enthält, und wählt man hierzu eine Teilmenge $\mathcal{L}' \subset \mathcal{L}$ so aus, daß sie keine induktiven Zweige enthält, und daß $\mathcal{T}'$ ein Vollständiger Baum von $\mathcal{T} \cup \mathcal{L}'$ ist, so lassen sich aus dieser formalen Zerlegung des Netzwerks sowohl die gemischte Potentialfunktion P wie auch weitere charakteristische Netzmatrizen ableiten, die in einfacher Weise eine Überprüfung der Stabilitätskriterien der Relationen A.4.10 gestatten. Um die Theoreme der Stabilitätstheorie ohne tiefgreifende Veränderung der in [26] geführten Beweise auf das Neuronmodell anwenden zu können, wird die nichtlineare Widerstandcharakteristik $I_n(u)$ der Abb. 4 den folgenden Überlegungen zugrundegelegt.
Mit Hilfe dieser Charakteristik wird durch die Beziehung

$$\tilde{N}'(u) := I_n(u) - g' \cdot u \qquad \text{(A.4.11)}$$

mit

$$g' \in \mathbb{R}^{1+}$$

eine in u eindeutige Hilfscharakteristik $\tilde{N}'(u)$ definiert. Unter den an die Funktion N(u) bzw. $I_n(u)$ gestellten Voraussetzungen läßt sich immer eine solche positive Konstante g' finden.

Die Knotenverknüpfungsmatrix (Cut-set-matrix) des im Sinne der Gl. A.4.11 modifizierten Netzmodells der Abb. 14 erhält damit folgende Gestalt

$$A^* = \begin{pmatrix} E_n & 0 & 0 & E_n & E_n & E_n & E_n & \phi \\ 0 & E_n & 0 & -E_n & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & E_n & -E_n & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \qquad \text{(A.4.12)}$$

mit $E^n \in K^{n,n}$ (n-dimensionale Einheitsmatrix)

$$\phi = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ -1 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 1 & 0 \\ 0 & & 0 & 1 \\ & & & -1 \end{pmatrix} \in K^{n,n-1}$$

Für die Maschenverknüpfungsmatrix (tie-set-matrix) erhält man

(A.4.13)

$$B = \begin{pmatrix} -E_u & E_u & E_u & E_u & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -E_u & 0 & 0 & 0 & E_u & 0 & 0 & 0 \\ -E_u & 0 & 0 & 0 & 0 & E_u & 0 & 0 \\ -E_u & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & E_u & 0 \\ -\phi^T & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & E_{u-r} \end{pmatrix}$$

, sodaß sich die Verknupfungsmatrix des Netzes (connection-matrix), die definiert ist zu

(A.4.14)

$$D := \begin{pmatrix} A^* \\ B \end{pmatrix}$$

, wie folgt schreitt:

$$D = \begin{pmatrix} E_u & 0 & 0 & E_u & E_u & E_u & E_m & \phi \\ 0 & E_u & 0 & -E_u & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & E_u & -E_u & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -E_u & E_u & E_u & E_u & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -E_u & 0 & 0 & 0 & E_u & 0 & 0 & 0 \\ -E_u & 0 & 0 & 0 & 0 & E_u & 0 & 0 \\ -E_u & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & E_u & 0 \\ -\phi^T & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & E_{u-r} \end{pmatrix}$$

Andererseits läßt sich die gemischte Potentialfunktion in der folgenden Form schreiben:

(A.4.15)

$$P(u,i) = -\frac{1}{2} i^T \cdot \left(\frac{1}{K'} \cdot E_u\right) i - i^T \left(E_m \cdot u - U_I \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}\right)$$
$$+ \frac{1}{2} g' \cdot u^T u - u^T \begin{pmatrix} I_{01} \cdot \Delta x \\ \vdots \\ I_{0m} \cdot \Delta x \end{pmatrix} + \frac{1}{2T} \cdot u^T \cdot \tilde{B} \cdot u + \sum_{k=1}^{m} \int_0^{\mu_k} \tilde{V}^{-1}(v)\, dv$$

Ein Vergleich der Relationen A.4.7 und A.4.15 zeigt, daß gilt:

(A.4.16a)

$$A = \frac{1}{K'} \cdot E_u > 0 \quad , \quad (\text{da } K > 0)$$

$$W = -E_m$$

$$x = -U_I \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

$$G_1(u) = \frac{1}{2} g' u^T \cdot u - u^T \begin{pmatrix} I_{01} \Delta x \\ \vdots \\ I_{0m} \Delta x \end{pmatrix} + \frac{1}{2\tau'} \cdot u^T \cdot \tilde{B} \cdot u + \sum_{\nu=1}^{m} \int_{0}^{u_\nu} \tilde{N}'(v)\, dv \qquad \text{(A.4.16b)}$$

mit

$$\tilde{B} = \begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 & \cdots & 0 \\ -1 & 2 & -1 & 0 & \vdots \\ 0 & -1 & 2 & -1 & 0 \\ & & \ddots & & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & -1 & 2 & -1 \\ 0 & \cdots & & 0 & -1 & 1 \end{pmatrix}$$

Aus den Gleichungen A.4.16a und A.4.16b folgt direkt, daß die Bedingungen A.4.10a und A.4.10b erfüllt sind.
Diese Bedingungen lassen sich auch formal sehr einfach mit Hilfe der Matrizen $\tilde{A}^*$, B und D überprüfen.

Unter Verwendung der Matrizen $\tilde{L}$, $\tilde{C}$, A und W folgt für die Beziehung A.4.10c:

$$\| \tilde{L}^{-1/2}(u) \cdot A^{-1} \cdot W \cdot \tilde{C}^{-1/2}(u) \| = L' H'^2 \cdot C^{(k-1)} < 1$$

oder

$$K' < \left(C'/L' \right)^{1/2} \qquad \text{(A.4.17)}$$

Die willkürliche Konstante g' taucht in diesen Stabilitätskriterien nicht mehr auf, sodaß die formale Aufspaltung der Funktion $I_n(u)$ in die Terme $\tilde{N}'(u)$ und $g' \cdot u$ (Gl. A.4.11) nachträglich gerechtfertigt wird.

A.5 Grundgedanken zur verwendeten Störungsrechnung.

Die Grundgedanken der hier verwendeten Störungsrechnung, die auf Poincaré zurückgeht, lassen sich wie folgt zusammenfassen:
Sei F ein von dem Parameter λ abhängiger nichtlinearer Operator, der einen unitären Vektorraum in ihn selbst abbildet. Für jeden Wert dieses Parameters wird ein Vektor $u(\lambda)$ gesucht, der die folgende Relation erfüllt:

$$F(u(\lambda), \lambda) = 0 \qquad (A.5.1)$$

Sei $u=u_0$ eine Lösung von $F(u_0,\lambda_0) = 0$ für $\lambda=\lambda_0$. Zur Berechnung von u für $\lambda \neq \lambda_0$ wird versucht, den Vektor $u(\lambda)$ in eine Taylorreihe mit Potenzen von $(\lambda-\lambda_0)$ zu entwickeln. Die Koeffizienten dieser Reihenentwicklung sind die Ableitungen von u nach λ an der Stelle $\lambda=\lambda_0$. Sie lassen sich durch widerholtes Differenzieren der Gl. A.5.1 nach λ berechnen für $\lambda = \lambda_0$. Der erste Schritt liefert z.B. die Gleichung

$$F_u(u_0,\lambda_0) \cdot u_\lambda(\lambda_0) + F_\lambda(u_0,\lambda_0) = 0 \qquad (A.5.2)$$

Ist der lineare Operator $F_u(u_0,\lambda_0)$ nicht singulär, so stellt die Gl. A.5.3 die eindeutige Lösung der Gl. A.5.2 dar.

$$u_\lambda(\lambda_0) = -\left(F_u(u_0,\lambda_0)\right]^{-1} \cdot F_\lambda(u_0,\lambda_0) \qquad (A.5.3)$$

Analog werden die weiteren Koeffizienten bestimmt, sodaß die resultierende Taylorentwicklung die Störungsentwicklung der gesuchten Funktion $u(\lambda)$ darstellt.
Ist jedoch $F_u(u_0,\lambda_0)$ singulär, so besitzt die Gl. A.5.2 nur dann eine Lösung, wenn der obige Operator zusätzliche Lösbarkeitsbedingungen erfüllt. Aus diesem Grunde führt die direkte Störungsrechnung i.a. nicht zur einer gewünschten Lösung des Problems. Um diese Schwierigkeit zu meistern, wird ein neuer Parameter ε eingeführt und die Funktion $u(\lambda)$ in der folgenden Parameterdarstellung geschrieben:

$$u = u(\varepsilon) \quad , \quad \lambda = \lambda(\varepsilon) \qquad (A.5.4)$$

Damit die gesuchte Lösungskurve für $\varepsilon = 0$ durch den Punkt $u_0 = u(\lambda_0)$ verläuft, wird verlangt, daß gilt

$$u(0) = u_0 \quad , \quad \lambda(0) = \lambda_0 \tag{A.5.5}$$

Unter dieser Voraussetzung lassen sich die Ableitungen von u und λ nach ε in $\varepsilon = 0$ durch successive Differentiation der Gl. A.5.1 nach ε gewinnen. Die Ableitungen von λ nach ε dienen dazu, die Lösbarkeitsbedingungen zu erfüllen. Die Taylorentwicklungen für $u(\varepsilon)$ und $\lambda(\varepsilon)$ in Potenzen nach ε liefern die gesuchte Störungsentwicklung in parametrischer Form.

A.6 Stationarer Zusammenhang zwischen dem Steuerstrom I_o und dem PSP.

Die Arbeitspunkte (Gleichgewichtslagen) des Neuronmodells berechnen sich unter Vernachlässigung der Zeitableitungen der Ströme und Spannungen wie folgt durch Anwendung der Kirchhoff'schen Regeln auf das Netzwerk der Abb. 14. Unter Berücksichtigung der Definitionen

$$i' := N'(u_{\nu+1} - U_I) \tag{A.6.1}$$

$$v := u_{\nu+1} \tag{A.6.2}$$

gilt

$$i = \frac{\frac{1}{2}(u_{\nu+2} + u_\nu) - v}{(r_2 \cdot \tau'} - (v - U_I)K' + \Delta x \cdot I_{o\nu+1} \tag{A.6.3}$$

Mit Hilfe der Gl. A.6.3 läßt sich zeigen, daß die nichtlineare Charakteristik $N'(u_{\nu+1})$ im Netzwerk der Abb. 14 durch eine Ersatzzweipolquelle angesteuert wird, die durch folgende Daten charakterisiert ist:

$$U_{L\nu+1} = \frac{\frac{1}{2}(u_{\nu+2} + u_\nu) + \frac{1}{2}\tau' K' U_I + \frac{1}{2}\tau' \Delta x \cdot I_{o\nu+1}}{1 + \frac{1}{2}\tau' K'} \tag{A.6.4}$$

$$I_{K\nu+1} = \frac{u_{\nu+2} + u_\nu + \tau' K' U_I + \tau' \Delta x \cdot I_{o\nu+1}}{\tau'} \tag{A.6.5}$$

Die Größen $U_{L\nu+1}$ bzw. $I_{K\nu+1}$ werden Leerlaufspannung bzw. Kurzschlußstrom der Ersatzzweipolquelle genannt. Der Innenwiderstand dieser Quelle berechnet sich zu

$$R_{i\nu+1} := \frac{U_{L\nu+1}}{I_{K\nu+1}} = \frac{\tau'}{2 + \tau' K'} = \frac{1}{K'} \cdot \frac{\tau'}{\tau' + 2/K'} \tag{A.6.6}$$

Daraus folgt wegen

$$R_{i\nu+1} < \frac{1}{K'} \tag{A.6.7}$$

, daß sich die beiden Charakteristiken der Gl. A.6.1 und A.6.3 höchstens in einem Punkte der u-i-Ebene schneiden, sodaß das System pro Leitungsvierpol genau einen Gleichgewichtspunkt besitzt, der nach den Überlegungen

des Kapitels 3 im Systemzustand I' stabil und im Systemzustand III' oszillatorisch instabil ist. Da die Größe N_3' als maximale negative Steilheit der Widerstandcharakteristik $N'(u-U_2)$ definiert wurde, gelten die obigen Aussagen sogar noch, wenn in A.6.7 ein Gleichheitszeichen steht und die nichtlineare Charakteristik der Gl. A.6.1 gemäß der Relation 3.27a durch folgendes Polynom approximiert wird:

$$N'(u-U_{II}) = -\frac{1}{\tau}\left\{ M_{10} + (N_{10} + 2\cdot k'\cdot \tau)\cdot u + P_{10}\cdot u^2 + Q_{10}\cdot u^3 \right\} \quad \text{(A.6.8)}$$

Unter der Voraussetzung $\Delta x\cdot I_{0\,\nu+1}^{(t)}$ = konst. für alle ν und t folgt mit den Gl. A.6.3, A.6.4, A.6.5 und A.6.6:

$$i = I_0\cdot\Delta x + k'\cdot U_I - k'\cdot\vartheta \quad \text{(A.6.3*)}$$

$$u_L = \frac{1}{k'}\cdot I_0 + U_I \quad \text{(A.6.4*)}$$

$$I_K = I_0 + k'\cdot U_I \quad \text{(A.6.5*)}$$

$$R_1 \triangleq 1/k' \quad \text{(A.6.6*)}$$

Durch Gleichsetzen der Relationen A.6.8 und A.6.3* erhält man die gesuchte Beziehung zwischen den Größen I_0 und u_{PSP}, wobei die Größe u_{PSP} sich als Lösung der folgenden kubischen Gleichung berechnet:

$$0 = Q_{10}\cdot u_{PSP}^3 + P_{10}\cdot u_{PSP}^2 + (N_{10} + \tau' k')\cdot u_{PSP} + (\Delta x\cdot I_0\cdot\tau' + \tau' k' U_I + M_{10}) \quad \text{(A.6.9)}$$

A.7 Analogrechnersimulation des Neuronmodells der Gleichung 2.7.

Die numerischen Ergebnisse der Abb. 18b, 19 und 20 des Kapitels 3 wurden mit Hilfe eines elektronischen Analogrechners gewonnen. Der Simulation des Modells der Abb. 14 liegt der Koppelplan der Abb. A.4 zugrunde. Der gewählte Aufbau dieses Koppelplans hat gegenüber der direkten Simulation der Differentialgleichung 2.7 den Vorteil, daß alle Elemente des Netzwerks durch getrennte Bauelemente des Analogrechners simuliert werden und somit unabhängig voneinander eingestellt werden können. Die Zahl der hierzu notwendigen nichtlinearen Funktionsgeber ist darüberhinaus minimal. Die Vorteile dieser Simulation werden erkauft durch eine kompliziertere Skalierungstechnik der Systemgleichungen, die i.a. auf Kosten der Genauigkeit der Rechenergebnisse geht und durch einen größeren Aufwand an linearen Rechnerelementen bezahlt werden muß. Die Rechenergebnisse der Abb. 18b, 19 und 20 wurden in der Simulation an einem Näherungsmodell mit fünf Stützstellen gewonnen. Da die nichtlinearen Widerstandscharakteristiken durch stückweise lineare Segmente im Sinne der Abb. 10 aufgebaut wurden, weisen die am Analogrechner ermittelten Lösungskurven schärfere Kanten auf, als dies bei Messungen an Nervenzellen der Fall ist.

A.8 Energiebilanz einer Nervenfaser.

Die Energieverhältnisse in einer Nervenfaser lassen sich wie folgt beschreiben. Ausgehend von den Gl. 2.4, 2.5 und 2.6 folgt nach Multiplikation der Gl. 2.4 mit i_r, der Gl. 2.5 mit i_L und der Gl. 2.6 mit μ_r sowie unter Verwendung der Gl. 2.7 und nach Bildung des Grenzübergangs $\Delta x \to 0$

$$\frac{\pi}{\varrho} \cdot \mu_i \cdot i = \tau \cdot i^2 \tag{A.8.1}$$

$$i_L \cdot u = \frac{1}{R} \cdot i_L^2 + U_I \cdot i_L + \frac{1}{2} L \frac{\partial}{\partial t}\left(i_L^2\right) \tag{A.8.2}$$

$$\left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 i_i \mu = N(u - U_{II}) \cdot u + i_L \cdot u - I_0 \cdot u + \frac{1}{2} C \frac{\partial}{\partial t}\left(u^2\right) \tag{A.8.3}$$

oder

$$\left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 \frac{\partial}{\partial x}(u \cdot i) + \tau i^2 - I_0 \cdot u + U_I \cdot i_L + \frac{1}{L} \cdot i_L^2 + N(u - U_{II}) \cdot u + \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t}\left\{ C u^2 + L i_L^2 \right\} = 0 \tag{A.8.4}$$

Anhand der Abb. 14 kann auch ferner die Gültigkeit der folgenden Gleichung nachweisen.

$$i_L = \left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 i_x - C \frac{du}{dt} - N(u - U_{II}) + I_0 \tag{A.8.5}$$

Nach Elimination der Größe i_L aus den Gl. A.8.4 und A.8.5 folgt:

(A. .6)

$$0 = \left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 \cdot \frac{\partial}{\partial x}(u \cdot i) + \tau \cdot i^2 - I_0 \cdot u + N(u - U_{II}) \cdot u + U_I \cdot i_x - \omega C U_I \cdot u_t$$
$$- U_I \cdot N (u - U_{II}) - U_I I_0 + \left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 \cdot \frac{1}{R} \cdot i_x^2 + \frac{\omega^2 C^2}{R} \cdot u_t^2 + \frac{1}{R} \cdot N^2 (u - U_{II})$$
$$+ \frac{2\omega C}{R} \cdot N (u - U_{II}) \cdot u_t - 2\left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 \cdot \frac{\omega C}{R} \cdot i_x \cdot u_t - 2\left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 \frac{1}{R} N (u - U_{II}) \cdot i_x$$
$$+ \left(\frac{\pi}{\varrho}\right)^2 \cdot \frac{I_0}{R} \cdot i_x - \frac{2\omega C}{R} \cdot I_0 \cdot u_t + \frac{I_0^2}{R} - \frac{2 I_0}{R} \cdot N (u - U_{II})$$

$$+\frac{1}{2}\frac{\partial}{\partial t}\Big\{ C u^2 + \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot L \cdot i_x^2 - 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right) L C \omega \cdot i_x \cdot u_t$$
$$- 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right) \cdot L \cdot N(u - U_{II}) \cdot i_x + 2 L C \omega N(u - U_{II}) \cdot u_t$$
$$+ L N^2 (u - U_{II}) + \omega^2 L C^2 u_t^2 + 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right) \cdot L \cdot I_o \cdot i_x$$
$$- 2 L C \omega \cdot I_o \cdot u_t - 2 L I_o \cdot N(u - U_{II}) - L I_o^2 \Big\}$$

Unter Verwendung der Gl. A.8.1 werden die Größen i und i_x aus der Gl. A.8.6 eliminiert, sodaß gilt:

$$\sigma = \left(\left(\frac{\pi}{\ell}\right) \cdot \frac{1}{\tau} \cdot \frac{\partial}{\partial x} (u \cdot u_x) \right) \qquad \text{(A.8.7)}$$
$$+ \Big[\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{1}{\tau} u_x^2 + N(u - U_I) \cdot u + \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{1}{\tau} \cdot U_I \cdot u_{xx} - \omega \cdot C \cdot U_I \cdot u_t$$
$$- U_I \cdot N(u - U_I) - U_I \cdot I_o + \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{1}{K \tau^2} u_{xx}^2 + \frac{\omega^2 C}{K} \cdot u_t^2$$
$$+ \frac{1}{K} \cdot N^2 (u - U_I) + 2 \frac{\omega C}{K} \cdot N(u - U_I) \cdot u_t - 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{\omega C}{\tau K} \cdot u_{xx} \cdot u_t$$
$$- 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{1}{\tau \cdot K} \cdot N(u - U_I) \cdot u_{xx} + 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{I_o}{\tau \cdot K} \cdot u_{xx} - 2 \frac{\omega C}{K} I_o \cdot u_t$$
$$+ \frac{1}{K} \cdot I_o^2 - \frac{2}{K} \cdot I_o \cdot N(u - U_I) - I_o \cdot u \Big]$$
$$+ \frac{1}{2}\frac{\partial}{\partial t} \Big\{ C u^2 + \left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{L}{\tau^2} \cdot u_{xx}^2 - 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \omega L C \cdot \frac{1}{\tau} u_{xx} \cdot u_t + L C \omega^2 u_t^2$$
$$- 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{L}{\tau} \cdot N(u - U_I) \cdot u_{xx} + 2 \omega L C \cdot N(u - U_I) \cdot u_t + L N(u - U_I)$$
$$+ 2\left(\frac{\pi}{\ell}\right)^2 \cdot \frac{L}{\tau} \cdot I_o \cdot u_{xx} - 2 \omega L C I_o u_t - 2 L I_o N(u - U_I) - L I_o^2 \Big\}$$

Der in geschweiften Klammern stehende Ausdruck der Gl. A.8.7 stellt die elektromagnetische Blindleistung in der Faser pro Längeneinheit dar. Der in eckigen Klammern stehende Ausdruck repräsentiert die pro Längeneinheit der Faser verbrauchte Wirkleistung. Der in runden Klammern stehende Term symbolisiert die pro Zeiteinheit in ein differentielles Leitungsstück einströmende Energie. Unter der Voraussetzung, daß die Blindleistung eine beschränkte Funktion ihrer Variablen darstellt, ist ihr Mittelwert konstant. Die zum Zeitpunkt $t = \frac{\pi}{2}$ in den Energiespeichern einer Faser der Länge $x = \pi$ gespeicherte elektromagnetische Energie wird durch folgende Gleichung beschrieben:

(A.8.8)

$$E\Big|_{t=\pi/2} = \frac{1}{2}\int_0^{\pi}\Big\{\Big[\frac{L}{C}u^2 + \frac{1}{C}\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^4\cdot\frac{L}{\tau^2}\cdot u_{xx}^2 - 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{LC\omega}{\tau}u_{xx}\cdot u_t - L\Gamma_0^2$$

$$+ LC^2\cdot\omega^2\cdot u_t^2 - 2\omega\Gamma_0\cdot u_t + 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{L}{\tau}\Gamma_0 u_{xx}\Big]$$

$$+\varepsilon\Big[\frac{L}{2}N^2(u-v_{II}) + 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{L}{\tau}\cdot N(u-v_{II})\cdot u_{xx}$$

$$+ 2\omega LCN(u-v_{II})\cdot u_t - 2L\Gamma_0 N(u-v_{II})\Big]\Big\}\Big|_{t=\pi/2} dx$$

Aus Gl. A.8.8 folgt ferner

(A.8.9)

$$C = \dot{E}_1\Big|_{t=\pi/2} = \frac{\partial E}{\partial\varepsilon}\Big|_{t=\pi/2} = \frac{1}{2}\int_0^{\pi/2}\Big\{\Big[2C\,u\,u_\varepsilon + \Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^4\frac{2L}{\tau^2}u_{xx}\cdot u_{\varepsilon xx}$$

$$- 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{LC}{\tau}\cdot u_{xx}\cdot u_t - 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\frac{\omega LC}{\tau}\cdot u_{\varepsilon xx}\cdot u_t + LN^2(u-v_{II})$$

$$- 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\frac{\omega LC}{\tau}u_{xx}u_{\varepsilon t} + 2LC^2\omega\omega_\varepsilon u_t^2 + 2LC^2\omega^2 u_t u_{\varepsilon t}$$

$$- 2\omega_\varepsilon\Gamma_0 u_t - 2\omega\Gamma_0 u_{\varepsilon t} + 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{L}{\tau}\Gamma_0 u_{\varepsilon xx}$$

$$+ 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{L}{\tau}N(u-v_{II})\cdot u_{xx} + 2\omega LCN(u-v_{II})\cdot u_t - 2L\Gamma_0 N(u-v_{II})\Big]$$

$$+\varepsilon\Big[2L\frac{\partial}{\partial u}\big(N(u-v_{II})\big)u_\varepsilon + 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\frac{L}{\tau}\frac{\partial}{\partial u}\big(N(u-v_{II})\big)u_\varepsilon\cdot u_{xx}$$

$$+ 2\Big(\frac{\pi}{\ell}\Big)^2\cdot\frac{L}{\tau}N(u-v_{II})\cdot u_{\varepsilon xx} + 2\omega LCN(u-v_{II})\cdot u_{\varepsilon t} + 2LC\omega_\varepsilon N(u-v_{II})\cdot u_t$$

$$+ 2\omega LC\frac{\partial}{\partial u}\big(N(u-v_{II})\big)u_\varepsilon\cdot u_t - 2L\Gamma_0\frac{\partial}{\partial u}\big(N(u-v_{II})\big)u_\varepsilon\Big]\Big\}\Big|_{t=\pi/2} dx$$

A.9 Nebenrechnungen zur Störungsrechnung des Kapitels 4.

Die Konstanten der Gl. 4.16 sind wie folgt definiert:

(A.9.1)

$$\hat{\eta}_1 := \eta_1^1 \cdot \tilde{A} + \eta_1^2 \cdot \tilde{A} + \eta_1^3 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_8 := \eta_8^1 \cdot \tilde{A}^3$$

$$\hat{\eta}_2 := \eta_2^1 \cdot \tilde{A} + \eta_2^2 \cdot \tilde{A} + \eta_2^3 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_9 := \eta_9^1 + \eta_9^2 \cdot \tilde{A}^2$$

$$\hat{\eta}_3 := \eta_3^1 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_{10} := \eta_{10}^1 \cdot \tilde{A}^2$$

$$\hat{\eta}_4 := \eta_4^1 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_{11} := \eta_{11}^1 \cdot \tilde{A}^2$$

$$\hat{\eta}_5 := \eta_5^1 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_{12} := \eta_{12}^1 \cdot \tilde{A}^2$$

$$\hat{\eta}_6 := \eta_6^1 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_{13} := \eta_{13}^1 \cdot \tilde{A}^2$$

$$\hat{\eta}_7 := \eta_7^1 \cdot \tilde{A}^3 \quad , \quad \hat{\eta}_{14} := \eta_{14}^1 \cdot \tilde{A}^2$$

$$\tilde{A} := \frac{A}{\sin \varepsilon \pi}$$

mit

$$\eta_1^1 := \omega_0 R_1 \qquad \eta_1^2 := -\delta \left(\frac{\pi}{\varepsilon}\varepsilon\right)^2 \cdot \omega_0 \qquad \eta_1^3 := \frac{3}{16}\omega_0 T_1$$

$$\eta_2^1 := 2\alpha\omega_0\omega_\varepsilon \qquad \eta_2^2 := -A_1 \qquad \eta_2^3 := -\frac{9}{16} Q_1$$

$$\eta_3^1 := \frac{3}{16} Q_1 \qquad \eta_4^1 := -\frac{3}{16} Q_1 \qquad \eta_5^1 := -\frac{1}{16}\omega_0 T_1$$

$$\eta_6^1 := \frac{3}{16} Q_1 \qquad \eta_7^1 := -\frac{1}{16}\omega_0 T_1 \qquad \eta_8^1 := \frac{1}{16} Q_1$$

$$\eta_9^1 := -M_1 \qquad \eta_9^2 := -\frac{1}{4} P_1 \qquad \eta_{10}^1 := \frac{1}{4}\omega_0 S_1$$

$$\eta_{11}^1 := -\frac{1}{4} P_1 \qquad \eta_{12}^1 := \frac{1}{4} P_1 \qquad \eta_{13}^1 := -\frac{1}{4}\omega_0 S_1$$

$$\eta_{14}^1 := \frac{1}{4} P_1$$

Insbesondere folgt aus Gl. 4.15:

(A.9.2)

$$\eta_1^3 = -3\eta_1^1 \quad , \quad 3\eta_3^1 = -3\eta_7^1 \quad , \quad 3\eta_5^1 = 3\eta_{11}^1$$

$$\eta_{13}^2 = -\eta_{10}^1$$

Die Koeffizienten der Gl. 4.19 und 4.20 berechnen sich wie folgt:

(A.9.3)

$$\Delta C_{\mu 1} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} [\hat{\eta}_2 \sin \varkappa x + \hat{\eta}_6 \sin 3\varkappa x] \cdot \cos^2 t \sin \mu x \, dx \, dt$$

$$\Delta C_{\mu 3} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} \hat{\eta}_4 \sin \varkappa x + \hat{\eta}_8 \sin 3\varkappa x \,] \cdot \cos^2 3t \sin \mu x \, dx \, dt$$

$$\Delta C_{\mu 5} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} [\hat{\eta}_6 \sin \varkappa x + \hat{\eta}_{12} \sin 3\varkappa x \,] \cdot \sin^2 5t \sin \mu x \, dx \, dt$$

$$\Delta D_{\mu 1} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} [\hat{\eta}_3 \sin \varkappa x + \hat{\eta}_9 \sin 3\varkappa x \,] \cdot \sin^2 t \sin \mu x \, dx \, dt$$

$$\Delta D_{\mu 3} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} [\hat{\eta}_5 + \hat{\eta}_{11} \cos 2\varkappa x \,] \cos \mu x \, dx \, dt$$

$$\Delta D_{\mu 2} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} [\hat{\eta}_{11} + \hat{\eta}_{13} \cos 2\varkappa x] \cos \mu x \, dx \, dt$$

$$\Delta D_{\mu 2} = \frac{1}{\pi^2} \int_{-\pi}^{+\pi} \int_{-\pi}^{+\pi} [\hat{\eta}_{11} + \hat{\eta}_{13} \cos 2\varkappa x \,] \cos \mu x \sin^2 2t \, dx \, dt$$

Mit

$$\int_{-\pi}^{+\pi} \sin^2 \varkappa x \, dx = \int_{-\pi}^{+\pi} \cos^2 \varkappa x \, dx = \pi \qquad \text{(A.9.4)}$$

$$\int_{-\pi}^{+\pi} \sin \varkappa x \sin \kappa x \, dx = \frac{\sin(\varkappa - \kappa)\pi}{\varkappa - \kappa} - \frac{\sin(\varkappa + \kappa)\pi}{\varkappa + \kappa}$$

$$\int_{-\pi}^{+\pi} \cos \varkappa x \cos \kappa x \, dx = \frac{\sin(\varkappa - \kappa)\pi}{\varkappa - \kappa} + \frac{\sin(\varkappa + \kappa)\pi}{\varkappa + \kappa} \quad , (\varkappa \neq \kappa$$

gilt

(A.9.5)

$$
\begin{aligned}
{}_1C_{\mu 1} &= \hat{\eta}_2 \frac{\sin(\varkappa-\mu)\pi}{(\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_2 \frac{\sin(\varkappa+\mu)\pi}{(\varkappa+\mu)\pi} + \hat{\eta}_6 \frac{\sin(3\varkappa-\mu)\pi}{(3\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_6 \frac{\sin(3\varkappa+\mu)\pi}{(3\varkappa+\mu)\pi} \\
{}_1C_{\mu 3} &= \hat{\eta}_4 \frac{\sin(\varkappa-\mu)\pi}{(\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_4 \frac{\sin(\varkappa+\mu)\pi}{(\varkappa+\mu)\pi} + \hat{\eta}_8 \frac{\sin(3\varkappa-\mu)\pi}{(3\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_8 \frac{\sin(3\varkappa+\mu)\pi}{(3\varkappa+\mu)\pi} \\
{}_1D_{\mu 1} &= \hat{\eta}_1 \frac{\sin(\varkappa-\mu)\pi}{(\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_1 \frac{\sin(\varkappa+\mu)\pi}{(\varkappa+\mu)\pi} + \hat{\eta}_5 \frac{\sin(3\varkappa-\mu)\pi}{(3\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_5 \frac{\sin(3\varkappa+\mu)\pi}{(3\varkappa+\mu)\pi} \\
{}_1D_{\mu 3} &= \hat{\eta}_3 \frac{\sin(\varkappa-\mu)\pi}{(\varkappa-\mu)\pi} - \hat{\eta}_3 \frac{\sin(\varkappa+\mu)\pi}{(\varkappa+\mu)\pi} + \hat{\eta}_{12} \frac{\sin(3\varkappa-\mu)\pi}{(3\varkappa-\mu)\pi} + \hat{\eta}_{12} \frac{\sin(3\varkappa+\mu)\pi}{(3\varkappa+\mu)\pi} \\
{}_2C_{\mu 0} &= \hat{\eta}_{12} \frac{\sin(2\varkappa-\mu)\pi}{(2\varkappa-\mu)\pi} + \hat{\eta}_{12} \frac{\sin(2\varkappa+\mu)\pi}{(2\varkappa+\mu)\pi} \\
{}_2C_{\mu 2} &= \hat{\eta}_{14} \frac{\sin(2\varkappa-\mu)\pi}{(2\varkappa-\mu)\pi} + \hat{\eta}_{14} \frac{\sin(2\varkappa+\mu)\pi}{(2\varkappa+\mu)\pi} \\
{}_2D_{\mu 2} &= \hat{\eta}_{13} \frac{\sin(2\varkappa-\mu)\pi}{(2\varkappa-\mu)\pi} + \hat{\eta}_{13} \frac{\sin(2\varkappa+\mu)\pi}{(2\varkappa+\mu)\pi}
\end{aligned}
$$

Unter Verwendung der Relationen

(A.9.6)

$$
\int_0^\pi \sin\mu x \cdot \cos\nu x \, dx = \begin{cases} \frac{2\mu}{\mu^2-\nu^2} & ; \ \nu+\mu \text{ ungerade} \\ 0 & ; \ \nu+\mu \text{ gerade} \end{cases}
$$

$$
\int_0^\pi \sin\mu x \cdot \sin\nu x \, dx = \begin{cases} \pi/2 & ; \ \nu=\mu\neq 0 \\ 0 & ; \ \nu\neq\mu \end{cases}
$$

geht die Gl. 4.25 in die folgende Gleichung über:

(A.9.7)

$$
\begin{aligned}
&\omega_0^2 \cdot LC^2 \hat{A} \cdot \sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \left[\frac{{}_1C_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} - \frac{{}_2C_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \right] + \omega_0^2 LC^2 \cdot \tilde{A} \\
&+ \sum_{\mu,\nu=1}^{\infty} 4 B_\mu \cdot {}_2D_{\nu 2} \cdot \frac{1}{N_{\nu 2}} \cdot \frac{\mu}{\mu^2-\nu^2} + LC^2 \omega_0 \omega_\varepsilon \tilde{A}^2 \cdot \sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu^2 \\
&+ \left(\frac{U}{e}\right)^2 \cdot \frac{LC\omega_0}{\tau} \cdot \tilde{A} \cdot \sum_{\mu=1}^{\infty} \mu^2 \cdot B_\mu \left[-\frac{{}_1D_{\mu 1}}{N_{\mu 1}} + \frac{{}_1D_{\mu 3}}{N_{\mu 3}} \right] \\
&+ \left(\frac{U}{e}\right)^2 \cdot \frac{LC\omega_0}{\tau} \tilde{A} \sum_{\mu=1}^{\infty} B_\mu \left[\frac{{}_2C_{\mu 0}}{N_{\mu 0}} - \frac{{}_2C_{\mu 2}}{N_{\mu 2}} \right] \cdot \frac{\mu^3}{\mu^2-\nu^2} \\
&+ LN^2(-U_E) - \frac{U}{\pi} LC\omega_0 \tilde{A} N(-U_E) \cdot \sum_{\mu=1}^{\infty} \frac{1}{\mu} B_\mu = 0
\end{aligned}
$$

Mit Berücksichtigung der Definitionen

(A.9.8)

$$\alpha_{\mp} := \frac{\sin(\varkappa \mp \mu)\pi}{(\varkappa \mp \mu)\pi}$$

$$\beta_{\mp} := \frac{\sin(3\varkappa \mp \mu)\pi}{(3\varkappa \mp \mu)\pi}$$

$$\gamma_{\mp} := \frac{\sin(2\varkappa \mp \mu)\pi}{(2\varkappa \mp \mu)\pi}$$

sowie mit Gl. A.4.22 folgt wegen

(A.9.9)

$$B_{\mu} = \alpha_{-} - \alpha_{+}$$

die Gleichung

(A.9.10)

$$\omega_0^2 \, [\text{illegible}] \sum [\text{illegible}] \left\{ [\text{illegible}] \left[\hat{\eta}_{1} (\alpha_{-} - \alpha_{+}) + \hat{\eta}_{2} (\beta_{-} - \beta_{+}) \right] \right.$$

$$\left. - \frac{3}{N\mu 3} \left[\hat{\eta}_{4} (\alpha_{-} - \alpha_{+}) + \hat{\eta}_{8} (\beta_{-} - \beta_{+}) \right] \right\}$$

$$+ \, \omega_0^2 \, [\text{illegible}] \sum_{\mu \text{ ungerade}} (\alpha_{-} - \alpha_{+}) \left\{ [\text{illegible}] \left[\gamma_{-} + \gamma_{+} \right] \right\}$$

$$+ \, [\text{illegible}] \sum_{\mu=1} [\text{illegible}] (\alpha_{-} - \alpha_{+}) = \frac{4}{\pi} [\text{illegible}] \sum_{\mu=1} [\text{illegible}] (\alpha_{-} - \alpha_{+})$$

$$+ \left(\frac{T}{\beta}\right)^2 \frac{1}{T} [\text{illegible}] \sum_{\mu=1} \mu^2 (\alpha_{-} - \alpha_{+}) \left\{ [\text{illegible}] \left[-\hat{\eta}_{1} (\alpha_{-} - \alpha_{+}) + \hat{\eta}_{2} (\beta_{-} - \beta_{+}) \right] \right.$$

$$\left. - [\text{illegible}] \left[\hat{\eta}_{3} (\alpha_{-} - \alpha_{+}) + \hat{\eta}_{7} (\beta_{-} - \beta_{+}) \right] \right\}$$

$$+ \left(\frac{T}{\beta}\right)^2 \frac{1}{T} [\text{illegible}] \sum [\text{illegible}] \frac{\mu^3}{\mu^2 - [\text{illegible}]} (\alpha_{-} - \alpha_{+}) \left\{ [\text{illegible}] \hat{\eta}_{16} (\gamma_{-} - \gamma_{+}) \right.$$

$$\left. - [\text{illegible}] \hat{\eta}_{14} (\gamma_{-} + \gamma_{+}) \right\}$$

, wobei in der Umgebung der Resonanzstellen des Systems gilt:

(A.9.11)

$$\alpha_{-} \approx 1 \quad , \quad \alpha_{+} \approx 0$$

$$\beta_{-} \approx 0 \quad , \quad \beta_{+} \approx 0$$

$$\gamma_{-} \approx 0 \quad , \quad \gamma_{+} \approx 0$$

A.10 Analogrechnersimulation des erweiterten Neuronmodells der Gl. 5.5.

Das erweiterte Modell der Gl.5.5 wird nach dem gleichen Verfahren wie das Modell der Gl. 2.7 (Anhang A.6) am Analogrechner simuliert. Der zugehörige Koppelplan ist in Abb. A.5 dargestellt. Darin bedeuten:

$$F_1 = N'(u - U_E)$$

$$F_2 = K'^{-1}(i_K) \quad ; \; (K'^{-1} = \text{Umkehrfunktion von } K'(u))$$

$$F_3 = \begin{cases} 1 - \tau_K (i_K) & \text{für } i_K \leq 1/\tau_K \\ 0 & \text{sonst} \end{cases}$$

Die Größe c_K ist ein Maß für das Konzentrationsgefälle der Kaliumionen zu beiden Seiten der Membran (c_K=100% bedeutet natürliche Umgebung des Neurons). Über einen großen Variationsbereich der Kopplungskonstanten τ_K stimmt das Stabilitätsverhalten des erweiterten Modells mit dem des Modells der Gl. 2.7 überein. Darüberhinaus liefert das erweiterte Modell bei blockiertem oder teilweise blockiertem Kaliumstrom stationäre Charakteristike die den am Ranvierschen Schnürring myelinierter Nervenfasern gemessenen Strom- Spannungs-Charakteristiken [7] sehr ähnlich sind. Sie sind in Abb. 24 parametriert mit der Größe c_K dargestellt.

Fußnoten

1. Eine Widerstandscharakteristik beschreibt einen statisch aktiven Widerstand, wenn sie nicht durch den Ursprung der Stromspannungsebene geht. Durch eine Koordinatentransformation der Charakteristik läßt sich ihr statisch aktives von ihrem statisch passiven Verhalten trennen.
   Eine Widerstandscharakteristik beschreibt einen dynamisch aktiven Widerstand, wenn sie einen nichtmonotonen Verlauf aufweist.

2. Es wird vorgeschlagen, Messungen dieser Art statt mit harmonischen Testfunktionen mit einem breitbandigen stationären statistischen Testsignal durchzuführen. Dieses Verfahren hat gegenüber dem der harmonischen Erregung den Vorteil einer wesentlich kürzeren Meßzeit und belastet deshalb die Nervenzelle sowohl thermisch wie auch elektrisch weniger stark.

3. Ähnliche Probleme treten bei der theoretischen Behandlung des Lichtbogenoszillators auf, wo ebenfalls zur mathematischen Beschreibung des dynamischen Systemverhaltens sogenannte „anormale induktive Speicher" postuliert werden, die physikalisch als Transportverzögerungen ionisierter Gaspartikel im inhomogenen elektrischen Feld interpretiert werden [1, 23] . Darüberhinaus ist zu bemerken, daß auch elektronische Schaltungen induktiven Verhaltens realisiert werden können, ohne dafür magnetische Felder zu benötigen. Man denke z.B. an Reaktanzröhrenschaltungen oder an eine Reihe elektromechanischer Einrichtungen der Starkstromtechnik.

4. Zur experimentellen Kontrolle der Betrachtungen des Systemzustandes III' wäre es wünschenswert, den Frequenzgang des modifizierten Systemzustandes III' unter den gleichen Bedingungen zu messen, unter denen die stationäre N(u) - Charakteristik ermittelt wurde. Aufgrund der obigen Überlegungen ist zu erwarten, daß dieser Frequenzgang den typischen Verlauf der Ortskurve der Abb. 12 aufweist.

5. Es ist bemerkenswert, daß auch andersartige neuronale Prozeße der belebten Natur bekannt sind, die im Sinne einer elektrischen Widerstandsanpassung organisiert sind. So kennt man z.B. Fischarten, die

vermittels elektrischer Organe elektromagnetische Energie in das umgebende Wasser abstrahlen können. Die elektrischen Organe sind durch Serienparallelkombinationen elektrischer Elementarzellen aufgebaut, deren Organisation von der Art des Wassers abhängt, in dem der Fisch lebt. Halten sich die Fische in (niederohmigem) Salzwasser auf, so sind die Elementarzellen weitgehend parallel geschaltet, was einen niedrigen Innenwiderstand des elektrischen Organs bewirkt. Leben die Fische dagegen in (hochohmigem) Süßwasser, so sind die Elementarzellen vorwiegend in Serie geschaltet, was den Innenwiderstand des elektrischen Organs hochohmig macht. Infolge dieses Aufbaus ihrer elektrischen Organe sind diese Fische elektrisch widerstandsangepaßt mit dem umgebenden Medium verbunden und können ihre Funktion, Energie an die Umgebung abzugeben, optimal ausüben [31] .

6. Würde man voraussetzen, daß Nervenfasern inhomogene elektrische Leiter sind, deren elektrische Eigenschaften zwar auf einem Faserstück zwischen zwei Verzweigungspunkten konstant sind, sich aber von Faserabschnitt zu Faserabschnitt verändern (was in Spezialfällen denkbar ist, aber bisher nicht gemessen wurde und deshalb hier auch nicht näher untersucht wird), so liefert eine Stabilitätsbetrachtung dieses Systems folgende der Ungleichung 3.2 äquivalente Stabilitätsbedingung inhomogener Nervenfasern

$$\max_{\varkappa=1,2,\dots} \left(\frac{L_\varkappa}{K_\varkappa^2 \cdot C_\varkappa} \right)^{1/2} \leq 1$$

, wobei die mit $\varkappa$ indizierten elektrischen Leitungsbeläge den Faserabschnitt Nr. $\varkappa$ beschreiben.

7. Die Eigenschaften 1 bis 5 der Ungleichungen 3.4 und 3.20a können als typische Charakteristika des Nervenmodells interpretiert werden, die zum Teil bereits bei einer geringfügigen Modifizierung des Modells verloren gehen. So wurden z.B. Übertragungssysteme untersucht, die dem vorliegenden Modell der Gl. 2.7 sehr ähnlich waren, deren Stabilitätskriterien aber explizite von der Zahl der Schleifen des Netzwerks abhängen.

8. Es ist sinnvoll, die Ergebnisse der Stabilitätsanalyse des Modells aus zweierlei Gründen nicht zu eng zu interpretieren. Wegen der relativ großen Streuung der experimentell an Nervenzellen gewonnenen Meßdaten kann aus den obigen Überlegungen nicht mit Sicherheit geschlossen werden, daß alle Nerven im Systemzustand III' instabil und im Systemzustand I' stabil sind. Vielmehr liefert die Stabilitätsanalyse die interessante Aussage, daß Nervenzellen schlechthin sehr nahe am Stabilitätsrand arbeiten und aus diesem Grunde zu erwarten ist, daß eine Klasse von Nervenzellen existiert, die in der Lage sind, oszillatorisch instabil zu werden.
Ferner ist die Gl. 3.22 nicht streng in dem Sinne zu interpretieren, daß eine überschwellig erregte Nervenfaser exakt diese Gleichung erfüllen muß um oszillatorisch instabil werden zu können, denn diese Gleichung wurde am linearisierten Modell gewonnen, während die Widerstandscharakteristiken der Membran auch im Bereich des Systemzustandes III' gekrummt sind. Vielmehr scheint die Aussagekraft der Gl. 3.22 darin zu bestehen, daß prinzipiell geometrische Daten der Nervenfasern den Prozeß der Informationsverarbeitung in Nervenzellen beeinflussen, sodaß die in Teil 2 dieser Arbeit eingeblendete Behauptung, die Funktion einer Nervenzelle sei weitgehend von ihrer Struktur her mitbestimmt, teilweise durch diese Überlegungen ihre Rechtfertigung erfährt. Es wäre sehr reizvoll, experimentell zu untersuchen, ob bei einer definierten lokalen überschwelligen Erregung einer Nervenzelle im Sinne der Gl. 3.22 Oszillationen erzeugt oder unterbunden werden können.

9. Hierbei wird die Möglichkeit der Existenz subharmonischer Schwingungen im System nicht berücksichtigt.

Abbildungen

1 und 2	Schema eines Neurons
3	Zeitlicher Verlauf der Membranspannung und des Membranstromes bei Voltage-Clamp-Versuchen
4 und 5b	Nichtlineare Leitwertcharakteristiken der Membran
5a	Ersatzschaltbild der statischen Membraneigenschaften
6	Membranersatzschaltbild aufgrund von Voltage-Clamp-Experimenten
7a und 7b	Frequenzgänge des Transversalwiderstandes der Zellmembran und des Longitudinalwiderstandes einer Nervenfaser
8	Membranersatzschaltbild aufgrund von Frequenzgangmessungen
9	Membranersatzschaltbild
10	Linearisierte Leitwertcharakteristiken der Membran
11	Frequenzgänge wie in 7a und 7b
12	Frequenzgang des Systems im überschwellig erregten Zustand bei gestörter Konzentration der Kaliumionen
13	Ersatzschaltbild einer Nervenfaser der differentiellen Länge Δx
14	Ersatzschaltbild einer Nervenfaser
15	Übergangsvorgänge in der linearisierten Nervenfaser
16	Frequenzgänge des Longitudinalwiderstandes von Nervenfasern
17	Geometrie der Verzweigungen von Nervenfasern im Dendritenbaum
18	Zusammenhang zwischen der Pulsfrequenz von Nervenimpulsen und dem konstanten PSP
19 und 20	Impulsförmige Entladungen (gemessen am simulierten Modell)
21 und 22	Resonanzkurven des Systems
23	Verzerrte Resonanzkurven des nichtlinearen Systems
24	Leitwertcharakteristiken der Membran (gemessen am erweiterten simulierten Modell)
A.1 und A.3	Übergangsfunktionen und Systemcharakteristiken des Systems von Anhang A.1
A.2	Koppelplan der Analogsimulation des Systems von Anhang A.1

A.4 Koppelplan der Simulation des Neuronmodells (Gl.2.7)
A.5 Koppelplan der Simulation des erweiterten Neuronmodells (Gl. 5.5)

Abb.1

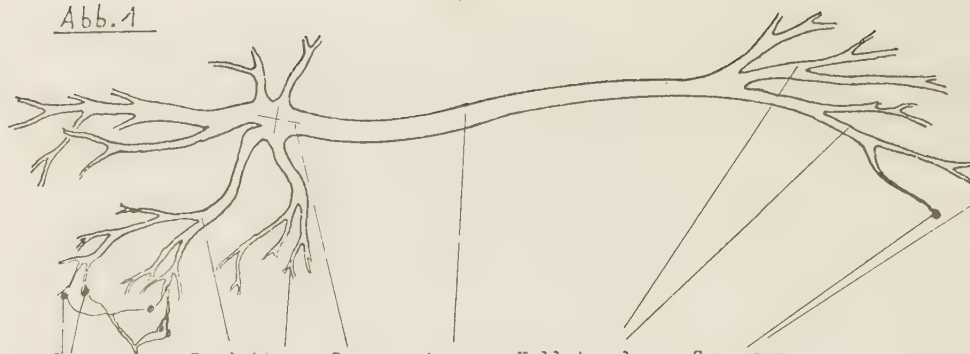


Abb.2

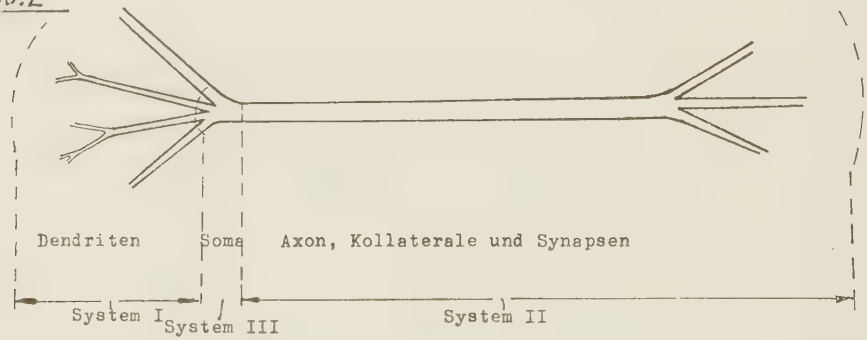


Abb.3

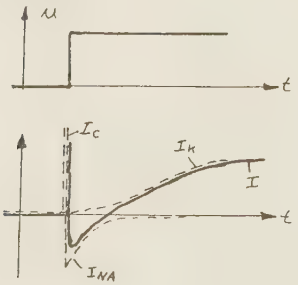


Abb.4

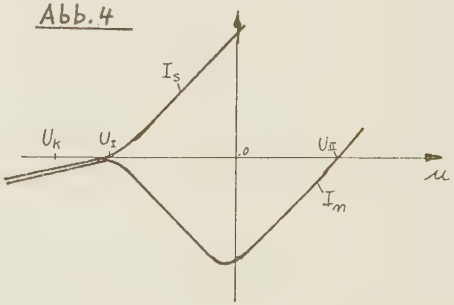


Abb.5a

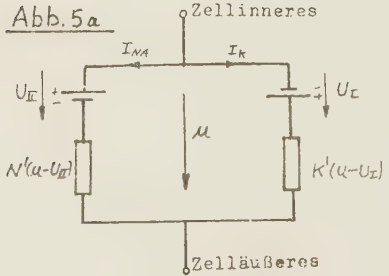


Abb.5b

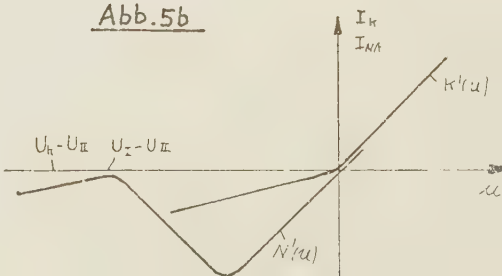


Abb. 6

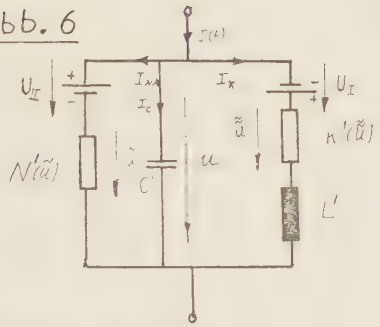


Abb. 8

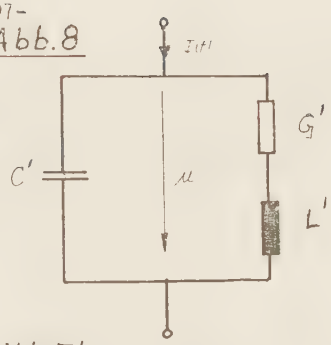


Abb. 7a

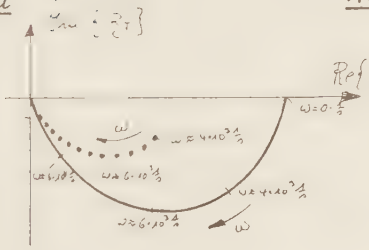


Abb. 7b

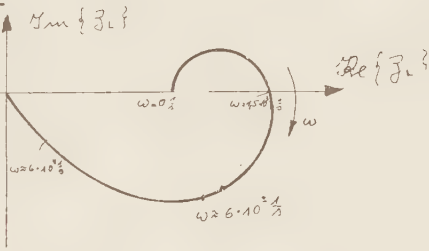


Abb. 9

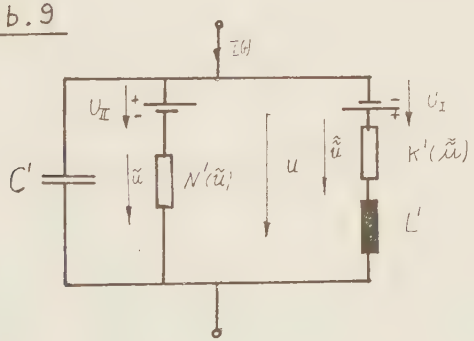


Abb. 10

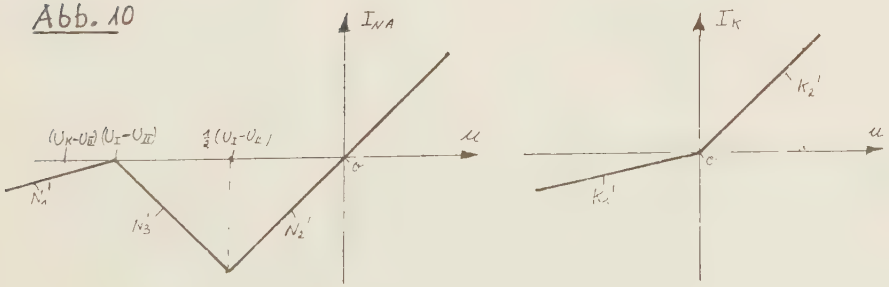


Abb.11

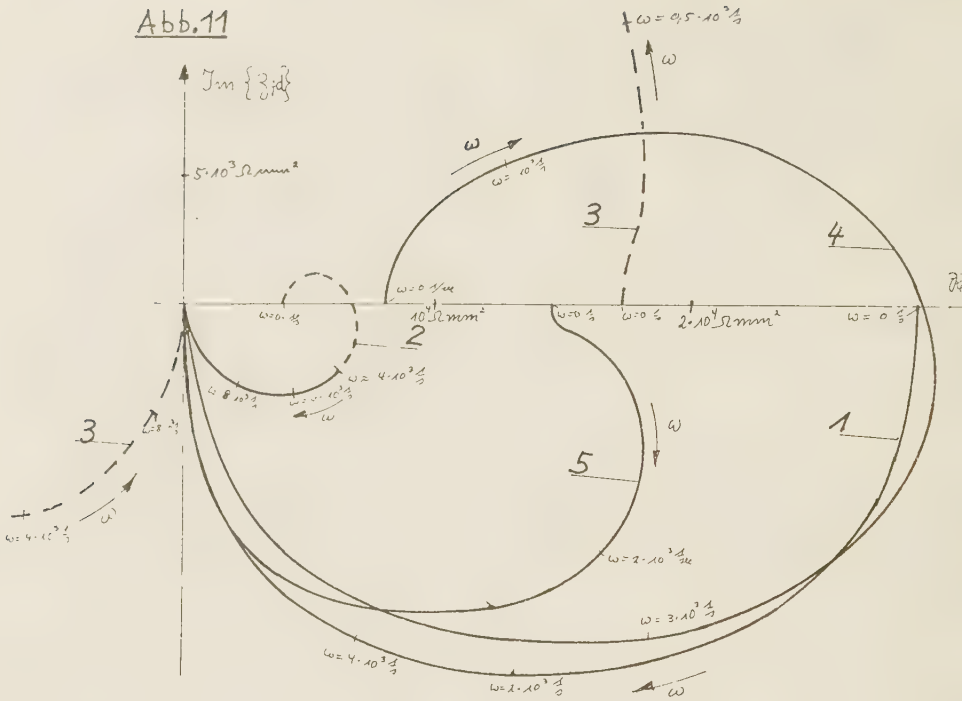


Abb.12

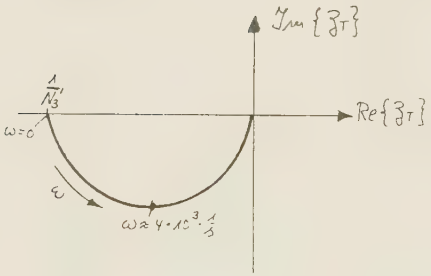


Abb.13

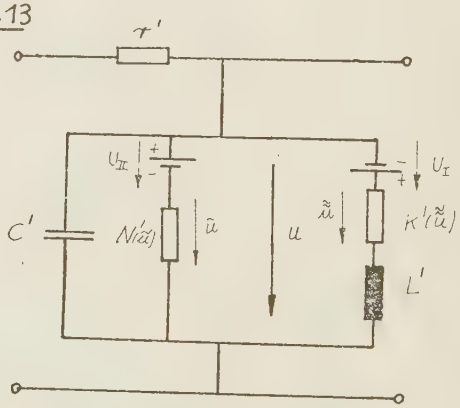


Abb.14

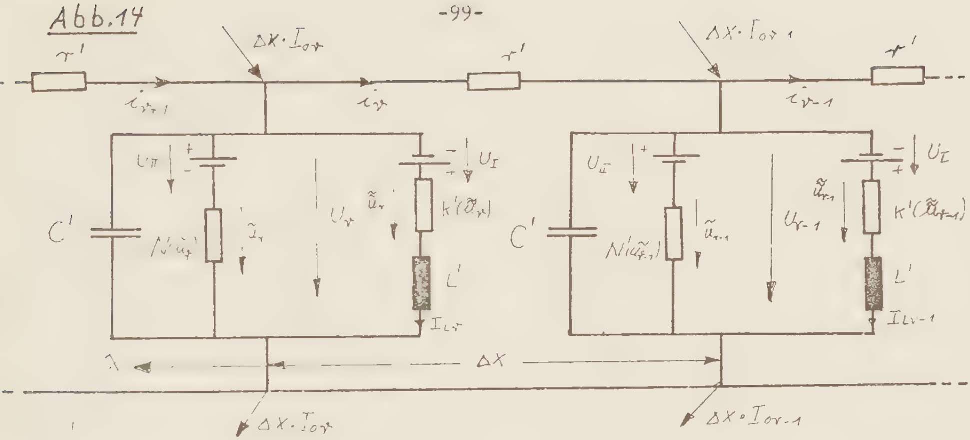


Abb.15

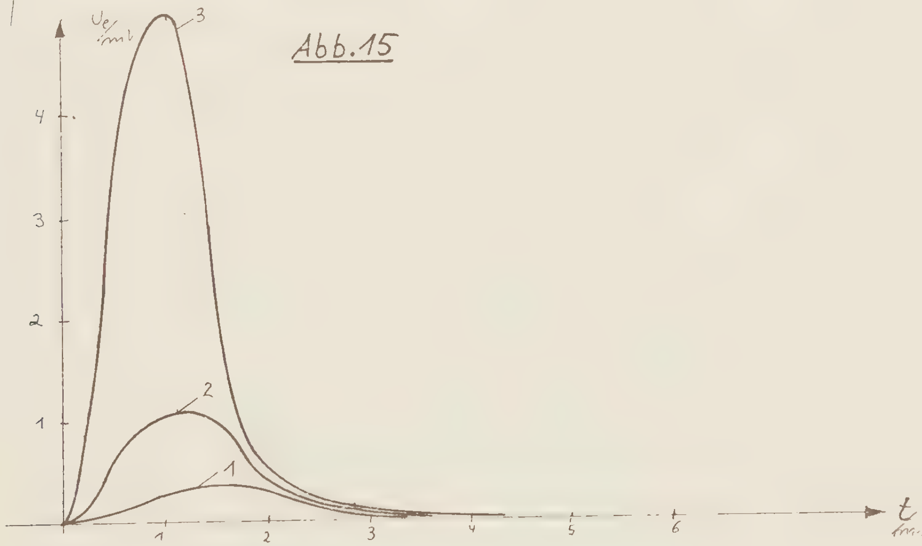


Abb.16

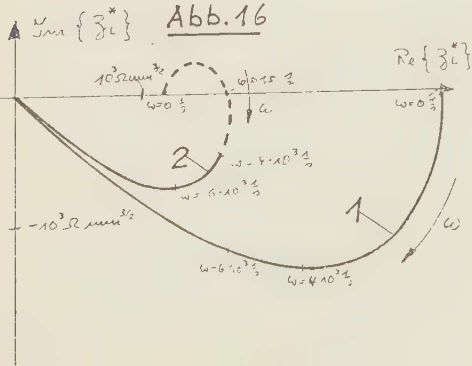


Abb.17

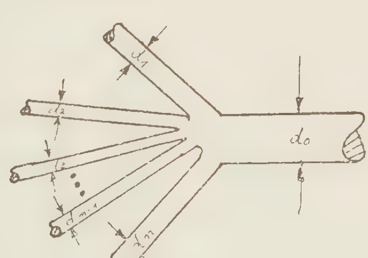


Abb. 18

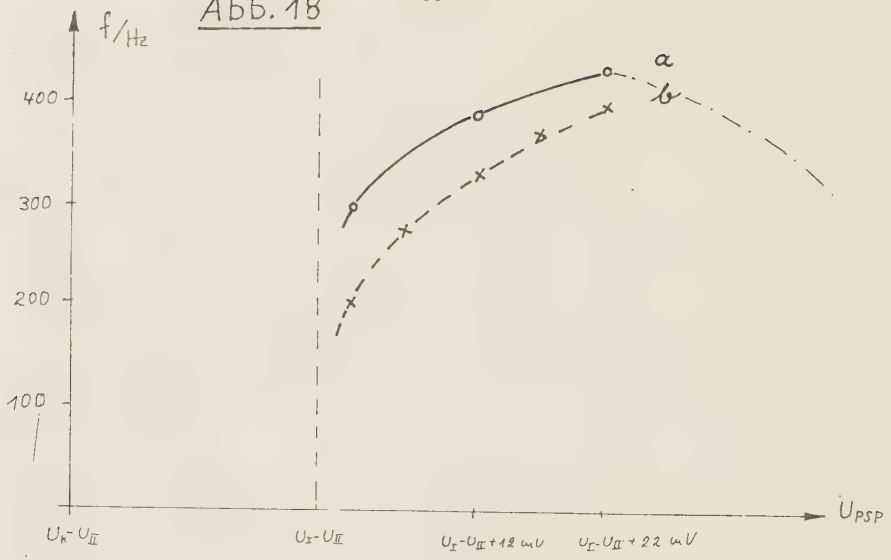

f/Hz
400
300
200
100
a
b
$U_K - U_{II}$
$U_I - U_{II}$
$U_I - U_{II}$ + 12 mV
$U_I - U_{II}$ + 22 mV
U_{PSP}

Abb. 21

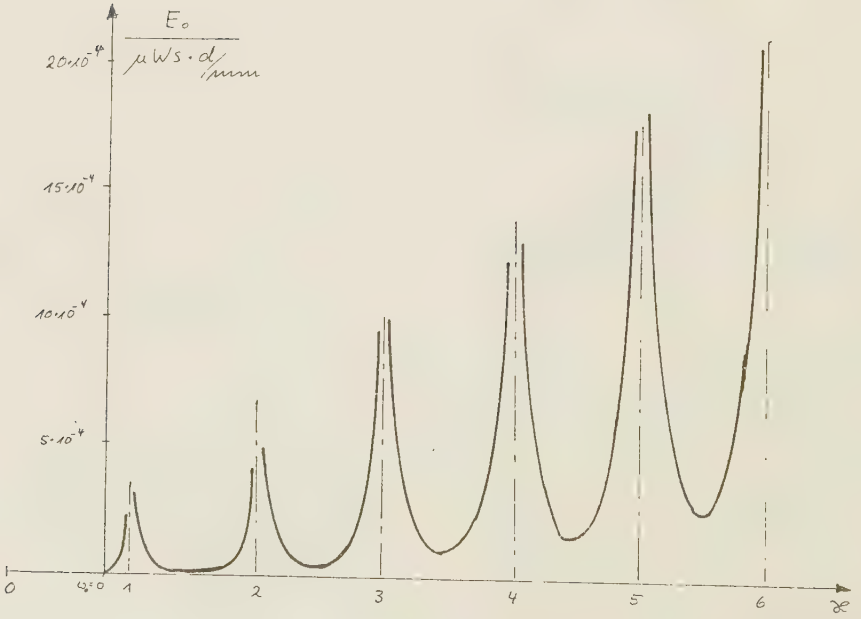

E_o
$\mu Ws \cdot d/mm$
$20 \cdot 10^{-4}$
$15 \cdot 10^{-4}$
$10 \cdot 10^{-4}$
$5 \cdot 10^{-4}$
0
$\varphi = 0$
1
2
3
4
5
6
$\varkappa$

Abb. 19

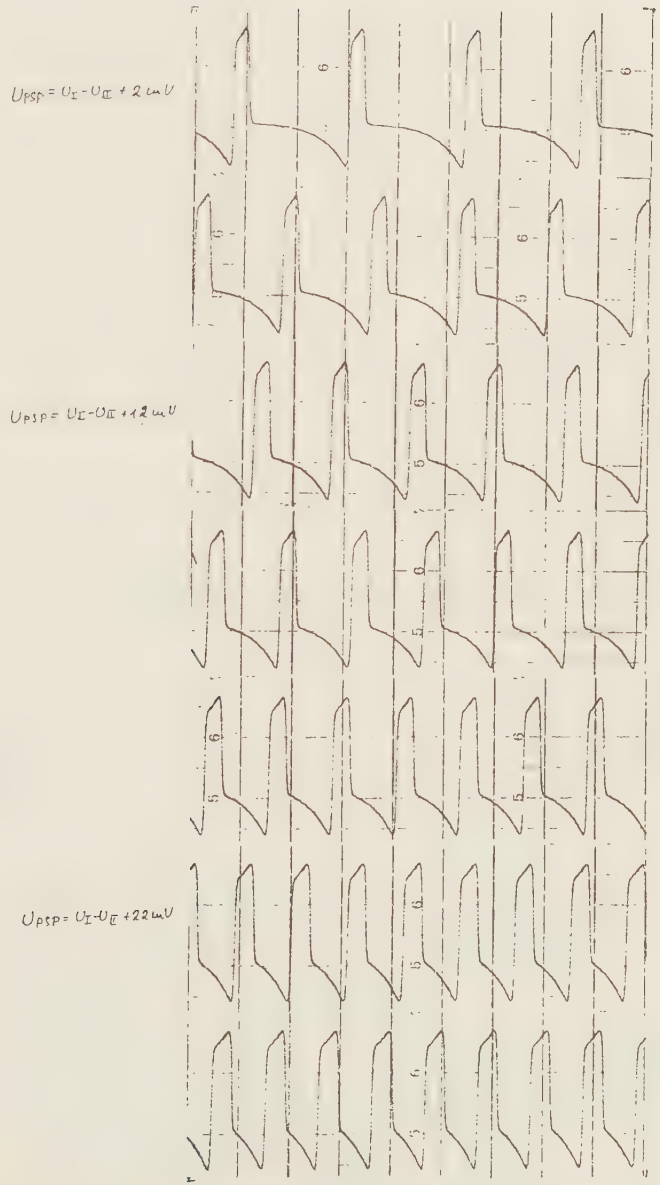


Abb. 20

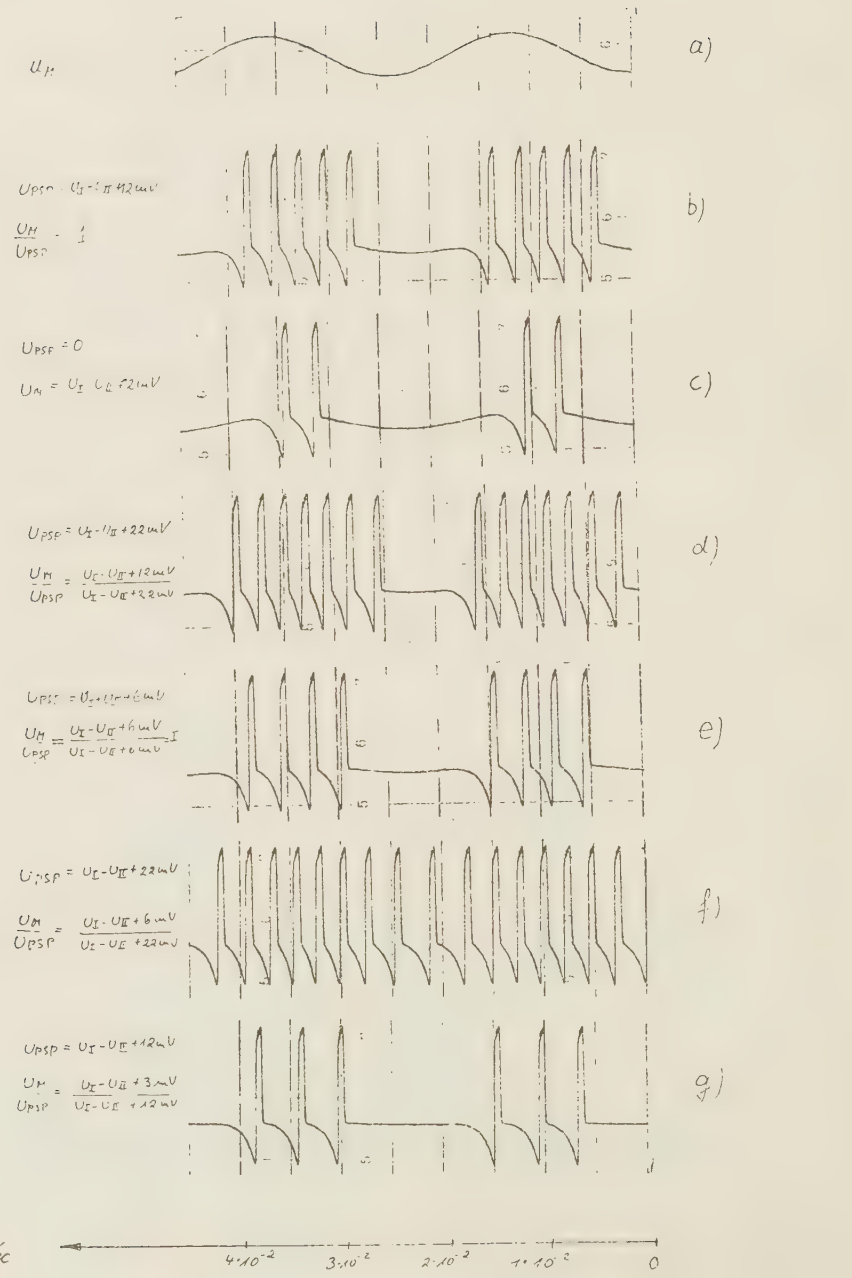

U_H
a)
$U_{PSP} = U_I - U_{II} + 12mV$
$\frac{U_H}{U_{PSP}} = 1$
b)
$U_{PSP} = 0$
$U_H = U_I - U_{II} + 12mV$
c)
$U_{PSP} = U_I - U_{II} + 22mV$
$\frac{U_H}{U_{PSP}} = \frac{U_I - U_{II} + 12mV}{U_I - U_{II} + 22mV}$
d)
$U_{PSP} = U_I - U_{II} + 6mV$
$\frac{U_H}{U_{PSP}} = \frac{U_I - U_{II} + 6mV}{U_I - U_{II} + 6mV} = 1$
e)
$U_{PSP} = U_I - U_{II} + 22mV$
$\frac{U_H}{U_{PSP}} = \frac{U_I - U_{II} + 6mV}{U_I - U_{II} + 22mV}$
f)
$U_{PSP} = U_I - U_{II} + 12mV$
$\frac{U_H}{U_{PSP}} = \frac{U_I - U_{II} + 3mV}{U_I - U_{II} + 12mV}$
g)
t/sec
$4 \cdot 10^{-2}$
$3 \cdot 10^{-2}$
$2 \cdot 10^{-2}$
$1 \cdot 10^{-2}$
0

Abb.22

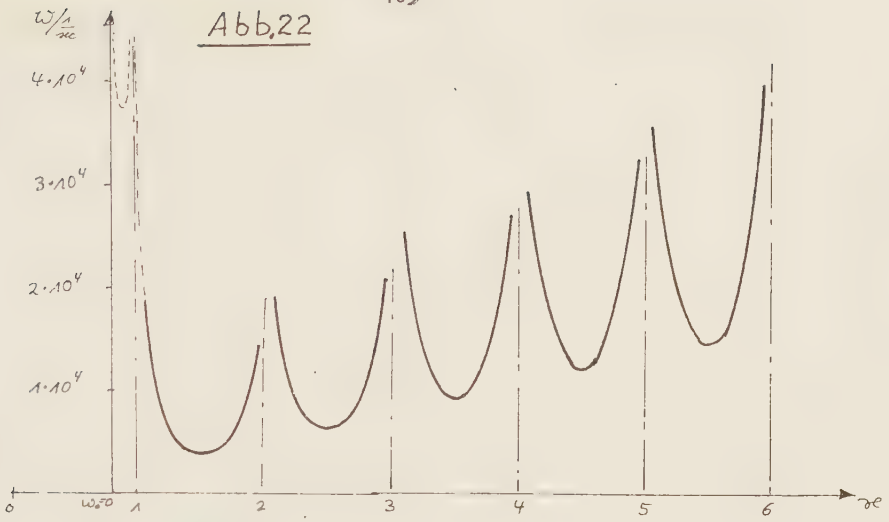

w/1/sec
4·10^4
3·10^4
2·10^4
1·10^4
0
w=0
1
2
3
4
5
6
n

Abb.23

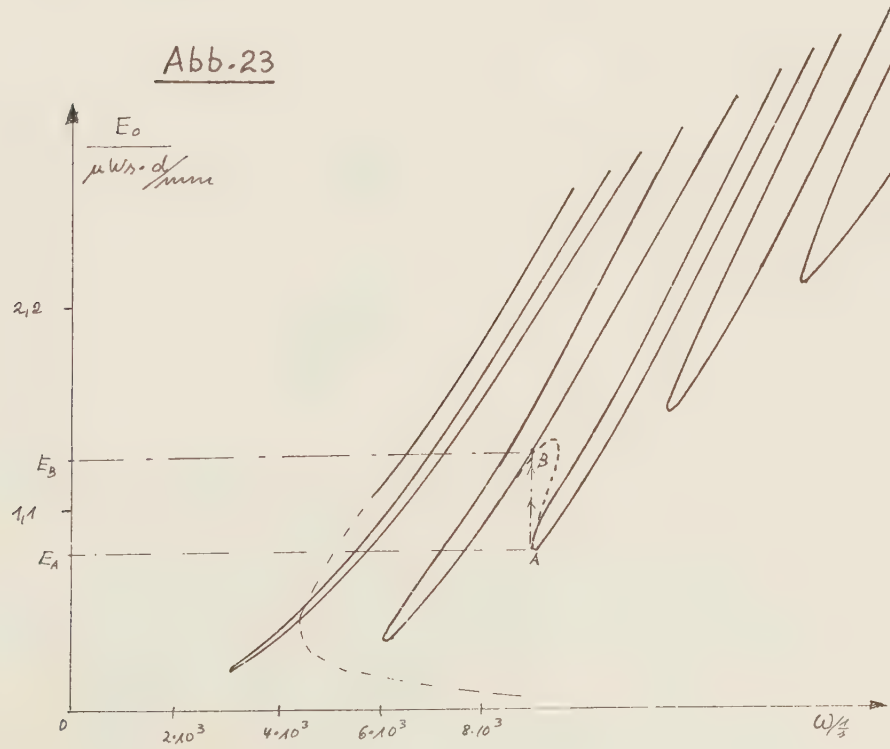

E₀
µWs·d/mm
2,2
E_B
1,1
E_A
B
A
0
2·10^3
4·10^3
6·10^3
8·10^3
w/1/s

Abb. 24

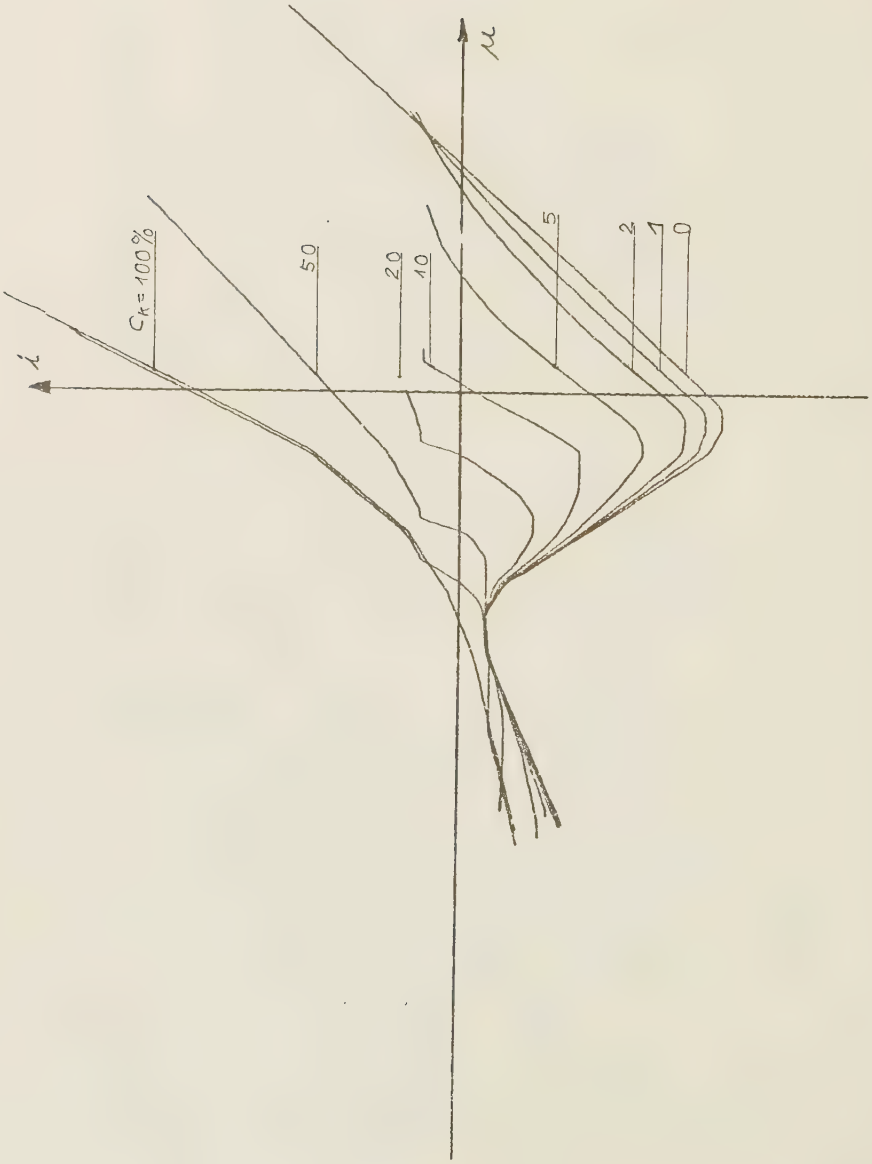


Abb. A1

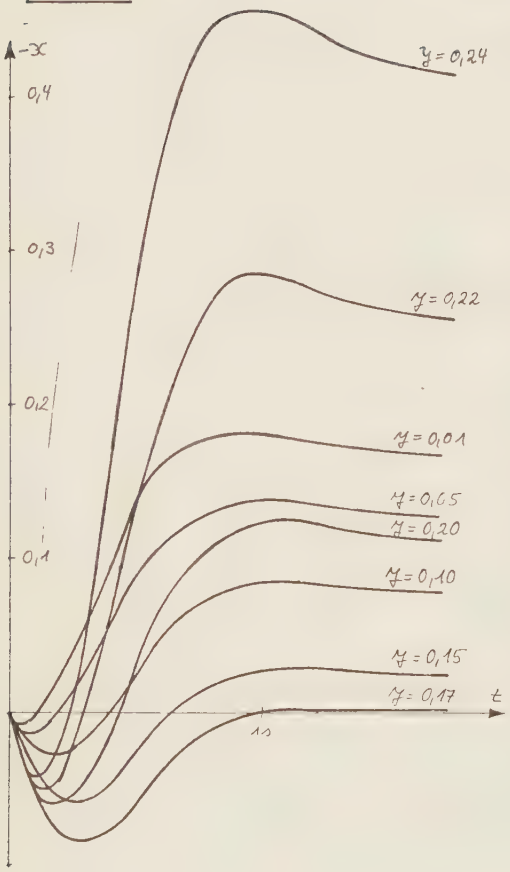


Abb. A3

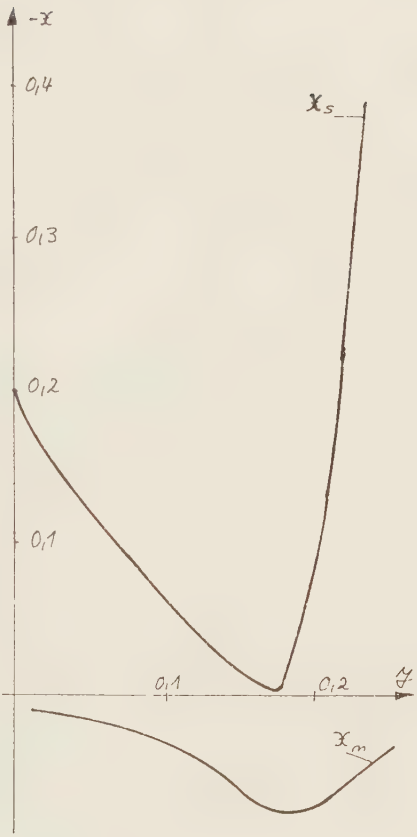


Abb. A2

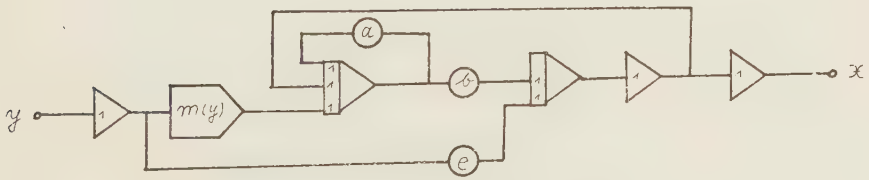


Abb. A.4

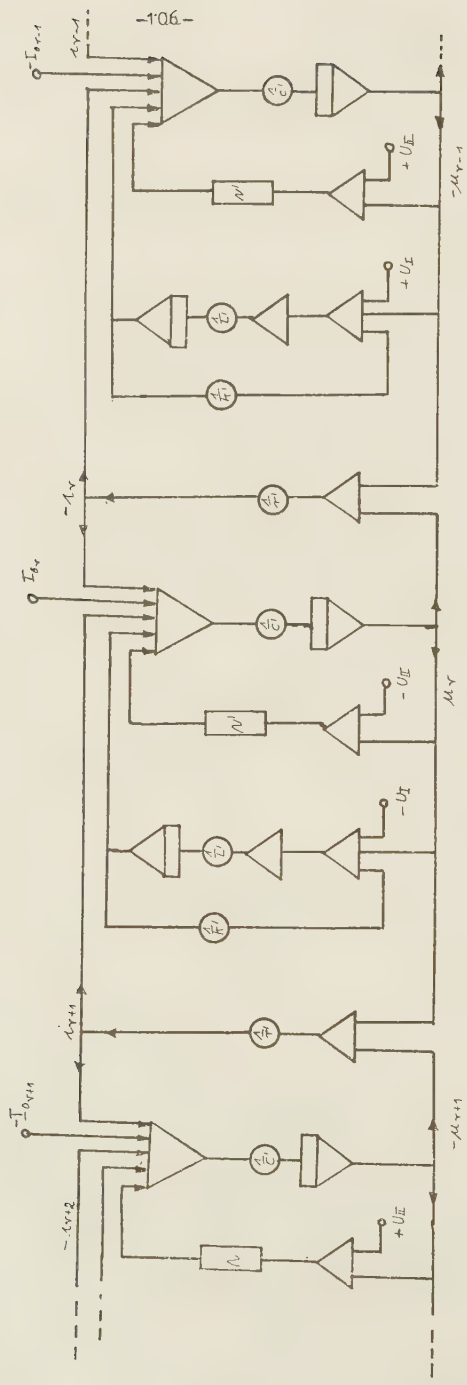
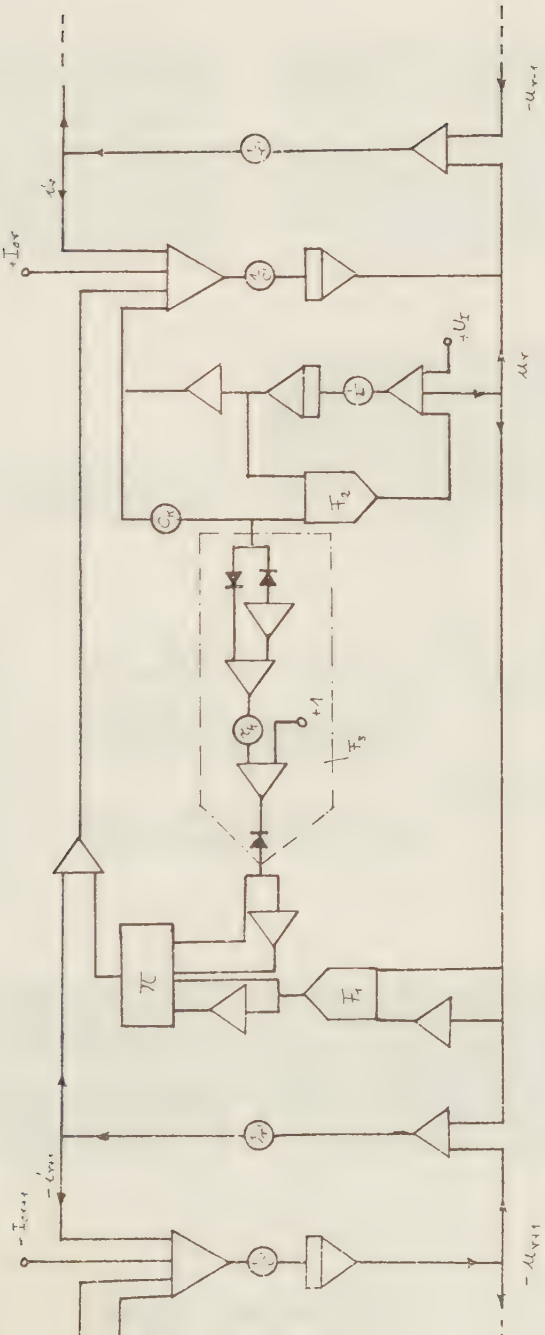


Abb. A.5



Fotos

1 und 2	Potentialschwankungen in einer Muskelfaser
3	Impulse in den optischen Nerven des Limulus-Auge als Reaktion auf einen Lichtreiz
4	Potentialschwankungen in Muskelfasern eines Frosches
5	Periodische Entladeimpulse einer Nervenfaser als Reaktion auf einen konstanten Reizstrom variabler Intensität
6	Stromimpulse in Nervenzellen des visuellen Systems von Katzen als Reaktion auf sprunghafte Änderungen eines Lichtreizes
7	Stromimpulse in Nervenzellen des Limulus-Auge als Reaktion auf Änderungen des Lichtreizes
8	Impulsförmige Entladungen in Receptorneuronen
9	Impulsförmige Entladungen statistischer Natur im Nervensystem von Katzen
10	Impulsförmige Entladung in einer Muskelfaser als Reaktion auf eine Muskeldehnung

FOTO 1

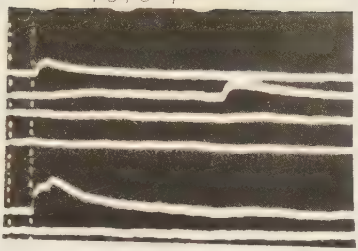


FOTO 2

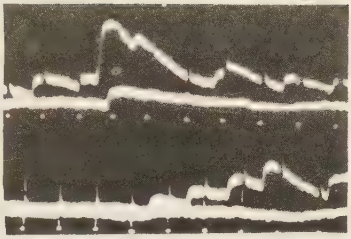


FOTO 3

FOTO 4

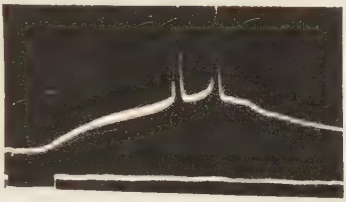


FOTO 5

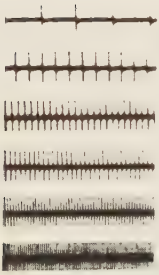


FOTO 6

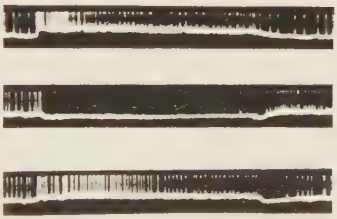


FOTO 7

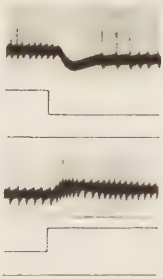


FOTO 8

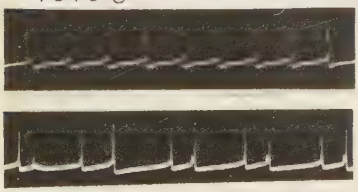


FOTO 9

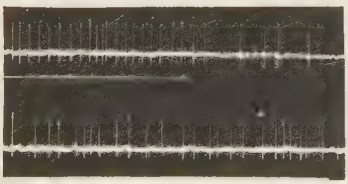


FOTO 10

Verzeichnis der wichtigsten Größen

f	=	Frequenz eines periodischen Signals
i	=	imaginäre Einheit
t	=	Zeitvariable
x	=	Ortsvariable in achsialer Richtung einer Nervenfaser
ω	=	Kreisfrequenz eines periodischen Signals
ω_{PSP}	=	Kreisfrequenz der Spektralkomponenten des PSP
ω_{PULS}	=	Kreisfrequenz der Impulsfolgen am Ausgang eines Neurons
$\mathbb{R}^1$	=	Körper der reellen Zahlen
$\mathbb{C}^1$	=	Körper der komplexen Zahlen
$\mathbb{Z}$	=	Menge der ganzen Zahlen
$\mathbb{N}$	=	Menge der natürlichen Zahlen
$\mathbb{R}^n$	=	n-dimensionaler Vektorraum über $\mathbb{R}^1$
$\mathbb{R}^{n,k}$	=	n·n - dimensionaler Vektrorraum über $\mathbb{R}^1$
$\varkappa,\mu,\nu,\sigma,\varrho \in \mathbb{Z}$ $\delta_{\varkappa\mu} \in \mathbb{N}$		
$d_\varkappa$	=	Durchmesser der Nervenfaser Nr. $\varkappa$
$l_\varkappa$	=	Länge der Nervenfaser Nr. $\varkappa$
F_1	=	Mantelfläche der Zellmembran einer zylinderförmigen Nervenfaser
F_2	=	Querschnittsfläche des Axoplasmas einer zylinderförmigen Nervenfaser
u	=	Potentialdifferenz an der Zellmembran (von innen nach außen gemessen)
U_K	=	Ruhepotential der Zelle (von innen nach außen ca.-70 mV)
U_I, U_{II}	=	charakteristische Spannungswerte der Leitwertcharakteristik N'(u), (U_I= - 50mV, U_{II}= + 40 mV)
U_I-U_{II}	=	Schwellspannung der Membran
$I(t)$	=	Membranstrom
$i(x,t)$	=	Strom in achsialer Richtung der Nervenfaser
I_K	=	Kaliumstrom durch die Zellmembran
I_{NA}	=	Natriumstrom durch die Zellmembran
I_s	=	stationärer Membranstrom
I_n	=	negativer Spitzenwert des Membranstromes
I_o	=	pro Längeneinheit in eine Nervenfaser eingespeister Strom
PSP	=	Post-Synaptisches-Potential der Nervenzelle
DNS	=	Desoxyribonucleinsäure
E_0	=	Elektromagnetische Energie auf einer Nervenfaser
I_c	=	Kapazitiver Membranstrom
u_M	=	Modulierende Spannung

u_{PSP} = Postsynaptische Spannung

$N'(u)$ = nichtmonotone Leitwertcharakteristik des Natriumstromes

$K'(u)$ = nichtlineare Leitwertcharakteristik des Kaliumstromes

K' = linearisierter Leitwert des Kaliumstromes einer Nervenfaser der Länge Δx (Indizes 1,2,3 siehe Abb. 10)

N' = linearisierter Leitwert des Natriumstromes einer Nervenfaser der Länge Δx (Indizes 1,2,3 siehe Abb. 10)

C' = Membrankapazität einer Nervenfaser der Länge Δx

L' = induktiver Speicher einer Nervenfaser der Länge Δx

R' = Wirkwiderstand einer Nervenfaser der Länge Δx in achsialer Richtung der Faser

K,N,C,L,r = auf die Längeneinheit einer Nervenfaser bezogene elektrische Größen der Faser

Z_L = Wellenwiderstand einer linearisierten Faser

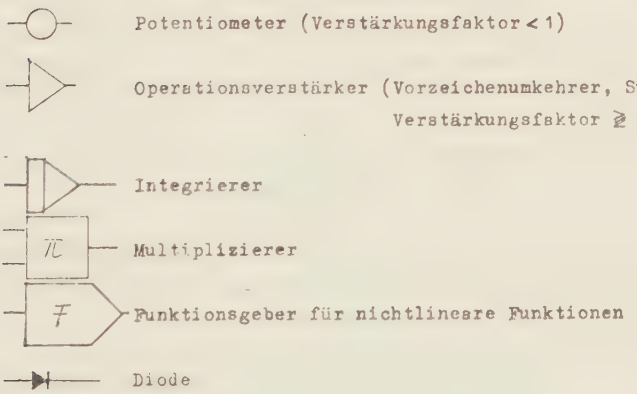
Z_T = Transversalwiderstand der linearisierten Membran

γ_L = Fortpflanzungsmaß der linearisierten Faser

$u_x(x,t) = \frac{\partial}{\partial x}\{u(x,t)\}$

$u_t(x,t) = \frac{\partial}{\partial t}\{u(x,t)\}$

Symbole der Elemente einer Analogrechenschaltung



Literaturverzeichnis

[1] K.S. Cole — Membranes, Ions and Impulses, Berkeley University of California Press (1968)

[2] A.L. Hodgkin — The Conduction of the Nervous Impulse, Liverpool Univertity Press (1967)

[3] D. Agin — An Approach to the Physical Basis of Negative Conductance in the Squid Axon, Biophys. Journ., Vol. 9,pp.209-221 (1969)

[4] L.Y. Wei — A New Theory of Nerve Conduction, IEEE Spectrum, Sept. (1966)

[5] D. Walz, E. Bamberg, P. Läuger — Nonlinear Electrical Effects in Lipid bilayer Membranes, I. Ion Injection, Biophys. Journ., Vol. 9,pp. 1150-1159 (1969)

[6] B. Neumcke, P. Läuger — Nonlinear Electrical Effects in Lipid bilayer Membrans, II. Integration of the Generalized Nernst-Planck-Equat., Biophys. Journ., Vol. 9, pp. 1160-1170 (1969)

[7] H. Müller Mohnssen — Stationärer negativer Widerstand und Verstärkerfunktion des Ranvierschen Schnürrings, GSF Bericht B 137 (1967)

[8] C. Albrecht-Buhler, F.W. Stanek — Zusammenhänge zwischen den Reizantworten und der Strom-Spannungs-Charakteristik der erregbaren Membran am Ranvierschen Schnürring, Preprint, Institut für Biologie der GSF, Neuherberg bei München (1969)

[9] W. Rall — Branching Dendritic Trees and Motoneuron Membrane Resistivity, Experimental Neurology, 1, pp.491 - 527 (1959)

[10] H. Petsche, G. Gogolak, P.A. van Zweiten — Rhythmicity of septal cell discharges at various levels of recticular excitation, Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 19, pp. 25 - 33 (1965)

[11] U. Kling, C. Székely — Simulation of Rhythmic Nervous Activities, Kybernetik, Bd. V, Heft 3 (1968)

[12] R. Fitzhugh — Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane, Biophysics 1, pp. 445 - 466, (1961)

[13] B. Katz — Nerve, Muscle, and Synapse, Mc Graw-Hill, New-York (1966)

[14] S. Ramón Y Cajal — Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés, Maloine, Paris (1909)

[15] B. Katz — Reviews of modern Physics Vol. 31 (1959)

[16] H.K. Hartline — Visual Receptors and Retinal Interaction, Science, Vol. 164, pp. 270-278 (1969)

[17] F. Rosenblatt — Principles of Neurodynamics, Spartan Books, Washington (1962)

[18] W.S. Mc Culloch, W.H. Pitts — A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity, Bull. Math. Biophys. 9, pp. 127-247 (1943)

[19] J. Babski, J. Geller — Kybernetik und Leben, Ideen des exakten Wissens, Wissenschaft und Technik in der Sowjet-Union, 7, (1969)

[20] W. Rall — Theoretical Significance of Dendritic Trees for Neural Input- Output Relations, from R.F. Reis: Neural Theory and Modeling, Stanford Univ. Press. (1964)

[21] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley — Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo, J. Physiolog. 116, pp. 449-472 (1952)

[22] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley — The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo, J. Physiolog. 116, pp. 473-496 (1952)

[23] R. Urtel — Erzeugung von Schwingungen mit wesentlich nichtlinearen negativen Widerständen, NTF, Bd. 13, (1967)

[24] H. Hahn — Impulse Production and Propagation in Dynamic Neurons with Nonlinear Current-Voltage-Characteristics, Preprint, Department of Physics, University of Munich, Germany, Sept. (1969)

[25] W. Rall — Distinguishing Theoretical Synaptic Potentials Computet For Different Soma-Dendritic Distributions of Synaptic Inpunt, J. Neurophys. 30, 1138 - 1168 (1967). (Weitere einschlägige Referenzen können diesem Artikel entnommen werden.)

[26] R.K. Brayton, J.K. Moser — A Theory of Nonlinear Networks, Quaterly of Applied Mathematics, Vol. XXII (1964)

[27] J. La Salle, S. Lefschetz — Stability by Liapunovs direct method with applications, Academ. Press, London (1961), p. 66

28 N.C. Chetyew — Stability of Motion, Moscow (1964)

29 I.D. Cole — Perturbation Methods in Applied Mathematics, Blaisdell Pub. Comp. London (1968)

30 M.H. Millmann, J.B. Keller — Perturbation Theory of Nonlinear Boundary Value Problems, Journ. of Math.Phys. Vol. 10, Nr. 2, Febr. (1969)

31 H.W. Lissmann — On the function and evolution of electric organs in fish, J.Exp. Biol., Vol. 35, pp. 156-191, March (1958)

32 C.J. Swigert — A Mode Control of a Neuron's Axon and Dendrites, Kybernetik Bd. 7, Heft 1 (1970)

33 F.A. Dodge, E.R. Caiainiello — Mündliche Mitteilung auf der Coral Gables Konferenz 1970

34 R.F. Shea — Principles of Transister Circuits, John Wiley (1953)

P.1 B. Katz — Mechanismus of Synaptic Transmission, Rev. of Mod. Phys., Vol. 31, Nr. 2, Apr. 1959 p. 528

P.2 — (siehe P1)

P.3 A.L. Hodgkin — Impulses set up in optic nerve of Limulus by one second flash of light, Liv. Uni. Press (1967) p. 12

P.4 — (siehe P1, p.526)

P.5 — (siehe P3, p. 67)

[P.6] F. Ratliff — Mach bands, Quantitative Studies on Neural Networks in the Retina, Holden Day, London (1965) p. 193

[P.7] — (siehe P6, p. 115)

[P.8] T.H. Bullock — Initiation of Nerve Impulses in Receptor and Central Neurons, Rev. of Mod. Phys., Vol. 31, Nr. 2, Apr. (1959), p. 411

[P.9] W.A. Rosenblith — Some Quantifiable Aspects of the Elctrical Activity of the Nervous System, Re. of Mod. Phys., Vol. 31, Nr. 2, Apr. (1959) p. 537

[P.10] — (siehe P.3, p. 14)

Herrn Prof. Dr. W. Güttinger bin ich für zahlreiche Diskussionen und fördernde Hilfe sowie für wertvolle Literaturhinweise zu großem Dank verpflichtet.
Herrn Prof. Dr. H. Schober danke ich für sein Interesse an diesen Untersuchungen sowie für zahlreiche Ratschläge.
Herrn Prof. Dr. F. Bopp bin ich für die Arbeitsmöglichkeit an seinem Institut und für die Unterstützung dieser Arbeit sehr dankbar.
Mein Dank gilt auch den Herren Dr. H. Müller-Mohnssen, Dr. R. Blomer, Dipl.Ing. A. Freiburg, Dipl.Math. W. Krautwald für zahlreiche Diskussionen sowie Herrn Dr. R. Rohler für wichtige Literaturhinweise.
Besonders danke ich Herrn Prof. Dr. F.A. Lodge (The Rockefeller University) für zahlreiche Hinweise und Diskussionen und Herrn Prof. Dr. J. Heinhold (TH-München) für die Arbeitsmöglichkeit am Analogrechner seines Instituts.
Zu großem Dank verpflichtet bin ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Förderung dieser Arbeit sowie für die Finanzierung einer Studienreise nach den USA (Coral Gables Konferenz 1970).

Lebenslauf

Am 5.11.1939 wurde ich als Sohn des Arbeiters Fritz Hahn und seiner Ehefrau Maria Hahn, geb. Becker in Bamenohl, Westfalen geboren. Von 1945 bis 1950 besuchte ich die Volksschulen Bamenohl (Landkreis Meschede) und Sporke (Landkreis Olpe). Anschließend trat ich in das Humanistische Gymnasium Attendorn über und schloß im März 1959 mit dem Abitur ab.

Nach einem halbjährigen Industriepraktikum immatrikulierte ich mich im November 1959 an der TH-Aachen, wo ich im Sommersemester 1961 die Diplomvorprüfung in Elektrotechnik ablegte und anschließend eine experimentelle Wahlarbeit über inhomogene Gasentladungen anfertigte.

Die Diplomhauptprüfung in Elektrotechnik legte ich im Sommer 1964 mit der Gesamtnote sehr gut ab und fertigte anschließend unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. V. Aschoff bei der Firma Brown - Boveri in Mannheim eine Diplomarbeit an, die die Untersuchung der Wirkungsweise und Anwendungsmöglichkeiten magnetisch gesteuerter Widerstände zum Thema hatte und ebenfalls mit sehr gut benotet wurde.

Von April 1965 bis April 1968 arbeitete ich als Entwicklungsingenieur bei der Firma Bölkow in Ottobrunn in der Abteilung Regelungstheorie und Systemplanung. Meine Arbeitsgebiete waren: Systemsimulation, Regelungstheorie und Optimierungstheorie.

Im Februar 1968 heiratete ich Frl. Gertraud Dümig, mit der zusammen ich einen Sohn und eine Tochter habe.

Von April 1968 bis April 1969 absolvierte ich, finanziell unterstützt durch ein Stipendium des Volkswagenwerks, an der TH- und Universität München ein Aufbaustudium in angewandter Mathematik, das mit der Note sehr gut abgeschlossen wurde.

Von April 1969 bis jetzt beschäftigte ich mich unter der Leitung von Prof. Dr. W. Güttinger mit Fragen der Systemtheorie und deren Anwendung auf Probleme der Biophysik. Im Rahmen dieser Tätigkeit fertigte ich meine Dissertation an, die zum Teil meine theoretischen Untersuchungen an Nervenzellen zusammenfaßt.